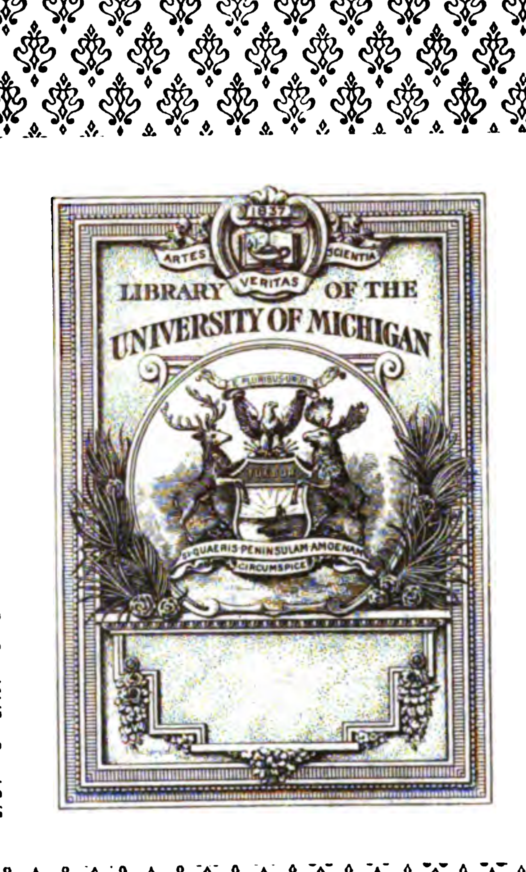
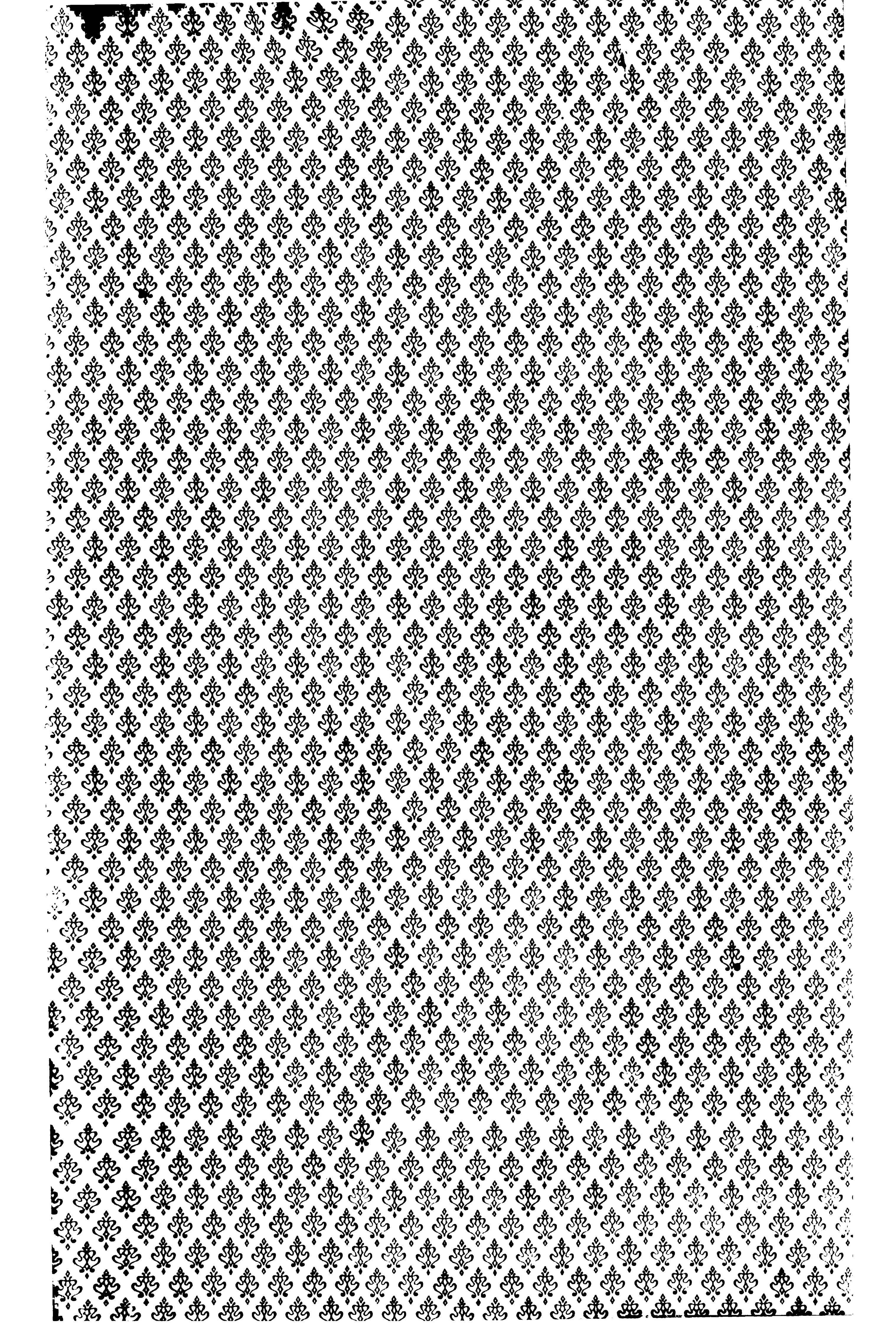



ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
TUEBOR
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE



BIBLIOTHECA ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

dem Gesammtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

Dr. Rud. Leuckart in **Leipzig.** und **Dr. Carl Chun** in **Breslau.**

Heft 18.

Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen

über den

Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe

mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie

Von **Dr. Wilibald A. Nagel.**

Mit 7 zum Teil farbigen Tafeln.

STUTTGART.

Verlag von Erwin Nägele.

1894.

Vergleichend

physiologische und anatomische Untersuchungen

über den

Geruchs- und Geschmackssinn

und ihre Organe

mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie

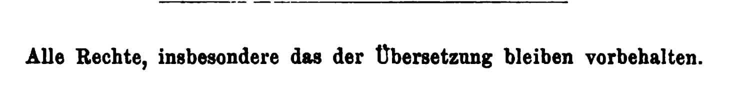
von

Dr. rer. nat. et med. Wilibald A. Nagel
Assistent am physiologischen Institut in Tübingen.

Gekrönte Preisschrift.

Mit 7 zum Teil farbigen Tafeln.

STUTTGART.
Verlag von Erwin Nägele.
1894.



Druck von A. Bonz' Erben in Stuttgart.

Meinen geliebten Eltern

in Dankbarkeit gewidmet.



Die der vorliegenden Abhandlung zu Grunde liegenden Untersuchungen wurden zum Teil im hiesigen zoologischen Institut und in der zoologischen Station zu Neapel ausgeführt. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle dem hohen königlich württembergischen Ministerium des Kirchen- und Schulwesens meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen für die wirksame Förderung meiner Arbeiten, welche mir durch die zweimalige Überlassung des württembergischen Arbeitstisches in der zoologischen Station in Neapel zu Teil geworden ist.

Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Eimer, welcher in mir das Interesse für die vergleichende Anatomie und Physiologie geweckt, und mich in das Studium dieser Wissenschaften eingeführt hat, bin ich noch im besonderen für gütige Überlassung eines Arbeitsplatzes im hiesigen zoologischen Laboratorium, sowie der Hilfsmittel dieses Institutes zu grossem Danke verpflichtet, welchem ich hiemit auch öffentlich Ausdruck geben möchte.

Druckfehlerberichtigung.

Seite	Zeile	von		muss es heissen:	statt
3,	19	von	oben	Empfindungen	Empfindung.
„ 4,	„ 8	„	unten	unterscheiden	entscheiden.
„ 11,	„ 5	„	oben	konnten	könnten.
„ 11,	„ 9	„	„	Gemeinschaft von	Gemeinschaft der.
„ 29,	„ 16	„	„	Anfänge	Anhänge.
„ 43,	„ 8	„	unten	somit	sofort.
„ 52,	„ 9	„	oben	Ruhezustande	Ruhestande.
„ 54,	„ 2	„	„	Vanillin	Vanille.
„ 62,	„ 13	„	„	dass	das.
„ 72,	„ 12	„	unten	einander	einer.
„ 84,	„ 7	„	„	eigentümlichen platten	eigentlichen glatten.
„ 86,	„ 8	„	„	bis	wenn.
„ 100,	„ 8	„	oben	von	an.
„ 115,	„ 13	„	„	von	an.
„ 118,	„ 5	„	„	von	an.
„ 129,	„ 3	„	„	ventrales	zentrales.
„ 145,	„ 4	„	unten	anders	ähnlich.
„ 154,	„ 5	„	„	*Tubifex*	*Tulifex.*
„ 182,	„ 15	„	oben	la loro sede sarebbe	la loro sarebbe.

Inhaltsübersicht.

I. Die Phylogenese spezifischer Sinnesorgane.

Vorbemerkungen.

In der vorliegenden Abhandlung veröffentliche ich die Ergebnisse der Bearbeitung einer Preisaufgabe, welche von der Tübinger naturwissenschaftlichen Fakultät für das Jahr 1891 gestellt war.[1]) In verschiedenen kleineren Schriften (216—218, 220) habe ich einen Teil meiner Resultate bereits veröffentlicht, so dass ich die entsprechenden Abschnitte hier kürzer fassen konnte. Auch im übrigen ist die Arbeit im letzten Jahre beträchtlich umgestaltet worden.

Ich ging aus von experimentellen und histiologischen Einzeluntersuchungen über die Riech- und Schmeckorgane der verschiedenen Klassen wirbelloser Tiere. Alsbald aber ergaben sich Fragen allgemeinerer Natur:

Zunächst galt es zu prüfen, ob niedere Tiere überhaupt noch Sinneswerkzeuge besitzen, welche auf den Namen Geruchs- und Geschmacksorgane Anspruch machen können, und ob prinzipielle Unterschiede gegen den Sinnesapparat höherer Tiere sich geltend machen. In dieser Seite der Frage fand ich nun bald den Schwerpunkt liegen. Mehr und mehr drängte sich die Überlegung in den Vordergrund, ob spezifische Sinnesorgane für die einzelnen Sinne, von welchen man herkömmlich spricht, bei den niederen Tieren so gut wie bei den höheren existieren, oder ob eine Vereinfachung des Sinnesapparates bei jenen gefunden werden könne. War dies, wie wahrscheinlich, der Fall, so erhob sich die weitere Frage, wie und an welcher Stelle der Tierreihe die Entstehung der spezifischen Sinnesorgane aus einfacheren Gebilden stattfinde. Von vielen Forschern gestreift, hat diese Frage eine eingehende Behandlung doch bis jetzt nicht gefunden. Der Versuch, ihr, mit besonderer Berücksichtigung des chemischen Sinnes, näher zu treten, schien mir darum lohnend und nützlich, nützlich für die zoologische, wie für die physiologische Seite des Gegenstandes.

Die Fragestellung der Preisaufgabe wies auf die im Wasser lebenden Tiere im Besonderen hin. Die vergleichende Anatomie beschreibt Riechorgane auch bei Wassertieren, stellt sich aber damit in einen Gegensatz zu der nächstliegenden und in nichtzoologischen Kreisen wohl allgemein giltigen Anschauung, dass das Riechen an die Luftatmung geknüpft, somit im Wasser wohl unmöglich sei. Diese Frage bildete einen zweiten wichtigen Punkt, der untersucht werden musste, namentlich nachdem jetzt auch wiederholt von zoologischer Seite Zweifel an dem Riechvermögen der Wassertiere laut geworden waren.

---

[1]) Wortlaut der Preisaufgabe: „Es soll durch physiologische und anatomische Untersuchung festgestellt werden, welche Sinneswerkzeuge besonders von im Wasser lebenden Tieren, dann aber auch von landbewohnenden Wirbellosen dem Riech- und Schmeckvermögen dienen, in welchem Grade diese Vermögen bei den verschiedensten Tieren entwickelt sind, und welchen unter ihnen dieselben etwa auch ohne nachweisbare eigene Organe zukommen. Die Untersuchung soll womöglich eine umfassende sein, aber sie soll in erster Linie sichere Ergebnisse liefern und sie soll deshalb den Weg verfolgen, eine und die andere Art aus je einer Tiergruppe erschöpfend auf die Frage zu prüfen."

Die hier angedeuteten Erörterungen allgemeiner Natur stelle ich dem speziellen Teile meiner Arbeit voran, obgleich sie das Endresultat der in jenem besprochenen Einzeluntersuchungen sind. Auf diese Art werden Wiederholungen thunlichst vermieden.

„Die Deutung der Sinnesorgane niederer Tiere gehört ohne Zweifel zu den schwierigsten Objekten der vergleichenden Physiologie und ist der grössten Unsicherheit unterworfen. Wir sind gewohnt, die von den Wirbeltieren gewonnenen Anschauungen ohne weiteres auch auf die wirbellosen Tiere der verschiedenen Kreise zu übertragen und bei diesen analoge Sinnesempfindungen anzunehmen, als wir selbst besitzen. Und doch ist es viel wahrscheinlicher, dass hier wesentlich andere Sinnesempfindungen zu stande kommen, von deren eigentlicher Qualität wir uns keine bestimmte Vorstellung machen können; wie es z. B. sehr wahrscheinlich ist, dass die Empfindung der Licht- und Schallwellen, für welche bei den höheren Tieren verschiedene Organe differenziert sind, bei den niederen an ein und dasselbe Sinnesorgan, natürlich in unvollkommener Ausbildung, gebunden vorkommen." Ernst Häckel. Die Familie der Rüsselquallen *(Medusae Geryonidae)* pg. 118.

Keine Worte wüsste ich, die mir geeigneter schienen, einer Untersuchung über die Sinne niederer Tiere vorangestellt zu werden, als die soeben citierten Sätze, einer klassischen Abhandlung eines der geistvollsten Naturforscher entnommen. Der für mich bei Abfassung vorliegender Schrift leitende Gedanke ist in diesen Sätzen ausgesprochen, der Gedanke, dass der Sinnesapparat niederer Tiere weit einfacher gebildet sein müsse als der des Menschen und seiner nächsten Verwandten, und dass die Vereinfachung sich vorzugsweise in der Art äussert, dass die Funktionen mehrerer Sinne [1]) an ein und dasselbe Organ geknüpft sind. Diese Anschauung, welche für die ganze Behandlung der Sinnesphysiologie niederer Organismen grundlegend ist, kann jedoch nicht als die allgemein herrschende bezeichnet werden. Wenngleich sie nie offen bestritten oder gar widerlegt ist, wird doch in Wirklichkeit fort und fort gegen sie verstossen, indem zahlreiche Zoologen die bei wirbellosen Tieren gefundenen Sinnesorgane mit mehr oder weniger Mühe in den Rahmen der menschlichen Sinne einzuzwängen suchen. Das Endziel ist: die Organe der „fünf Sinne" bei allen Tieren nachzuweisen.

Mir scheint die von Häckel und verschiedenen anderen Forschern vertretene weiterblickende Auffassung günstigere Bedingungen für die Ausbildung einer vergleichenden Physiologie der Sinne zu bieten, und zu ihr denke ich in vorliegender Arbeit einen Beitrag liefern zu können.

Die Schwierigkeiten, welche die Erörterung sinnesphysiologischer Fragen bei niederen Tieren bietet, beginnen schon damit, dass es recht schwer ist, zu bestimmen, ob man bei den niedersten Vertretern des Tierreiches oder gar dessen Übergangsformen zum Pflanzenreiche überhaupt berechtigt ist, von Sinnesthätigkeiten und Sinnen zu sprechen. Es leuchtet ja ohne weiteres ein, dass die Art, wie Sinnesthätigkeiten sich bei einem niederen Tiere oder Protisten abspielen, und ebenso die Art der hier zu stande kommenden Sinnesempfindungen wesentlich von den entsprechenden Vorgängen bei Menschen abweichen wird. Und doch ist die menschliche Sinnesphysiologie immer der einzige Ausgangspunkt, von dem aus wir die vergleichende Sinnesphysiologie in Angriff nehmen können. Man

---

[1]) Dem von Häckel an genanntem Orte gewählten Beispiel kann ich nicht ganz zustimmen, da eine Sinnesthätigkeit, die man „hören" nennen kann, erst ziemlich spät im Tierreiche auftritt und dann wohl höchst selten an Organe geknüpft ist, welche zur Lichtempfindung befähigt sind. Doch ist dieser Punkt hier nicht wesentlich. Die Hauptsache bleibt, dass zwei oder mehrere derjenigen Sinne, welche wir beim Menschen unterscheiden, bei niederen Tieren ein gemeinsames Organ haben können. Dies betont Häckel, und dies ist auch die mich im folgenden beschäftigende Frage.

kann auf die Sinnesempfindung niederer Wesen nur von der eigenen Empfindung aus überhaupt Schlüsse ziehen. Wenn dieser Weg wohl zuweilen als der verkehrte bezeichnet worden ist, weil er die Anwendung der hochkomplizierten menschlichen Verhältnisse auf die niedersten Wesen mit sich bringt, so ist dieser Einwand nicht begründet, solange nur jene Anwendung mit Vorsicht geschieht, in bewusster Würdigung des Schrittes, den man damit thut. Die Meinung, man könne auch umgekehrt verfahren, bei den niedersten Organismen mit der Analyse der psychischen Akte beginnen, und zu den höheren aufsteigen, beruht auf Selbsttäuschung. Denn stets ist unsere eigene Psyche der einzige Ausgangspunkt für Beurteilung psychischer Akte überhaupt. Wer über die psychischen Prozesse niederster Wesen zu urteilen versucht, legt stets etwas von seinem eigenen Seelenleben in jene hinein, der eine bewusst, der andere unbewusst.

Auf die Frage, ob niederste Tiere, speziell auch die einzelligen Wesen, und überhaupt jede Zelle Bewusstsein, Willen, Empfindungsvermögen besitzen, kann ich hier nicht näher eingehen, verweise vielmehr in dieser Beziehung auf die Werke von Wundt,[1]) welcher Forscher diese Fragen mit unübertrefflicher Klarheit erörtert hat. Gleich Wundt halte ich die Annahme für unumgänglich, „dass die Fähigkeit zu psychischen Lebensäusserungen allgemein vorgebildet sei in der contractilen Substanz,“ und somit „dass die Anfänge des psychischen Lebens ebenso weit zurückreichen wie die Anfänge des Lebens überhaupt.“

Wenn ich als Voraussetzung für alle folgenden Erörterungen annehme, dass psychische Prozesse, speziell Empfindung bei niedersten Tieren im Keime schon existieren, so brauche ich wohl kaum hinzuzufügen, dass diese Prozesse jedenfalls unendlich verschieden von den Vorgängen in der menschlichen Psyche sind, und namentlich unendlich viel einfacher sind. Dieser Umstand nun bewirkt es, dass man sich nicht gern entschliessen mag, die niederen psychischen Prozesse der niederen Tiere mit dem gleichen Namen zu benennen, den wir in der menschlichen Psychologie anwenden, also bei einzelligen Wesen von „Empfindung“ zu sprechen. Verwendet man aus Mangel eines besseren diesen Ausdruck trotzdem, so muss man sich stets dessen klar sein, dass mit der Aussage: „Das Wesen empfindet den Reiz,“ nicht mehr gesagt sein soll, als dass mit dem physiologischen Erregungsvorgang, der infolge des Reizes eintritt, gleichzeitig ein psychischer Parallelvorgang abläuft.[2])

Hat man einmal den Schritt gethan, von Empfindung der Zelle zu sprechen, so ist es eine unumgängliche Consequenz, auch Sinne bei diesen einfachsten Organismen anzunehmen. Die Sensibilität, die Fähigkeit zu empfinden, kann auch definiert werden als die Fähigkeit, Sinnesthätigkeit[3]) ausüben zu können. Erfahrungsgemäss haben nun schon die niedersten Tiere und Protisten nicht einen, sondern mehrere Sinne: Sie empfinden mechanische, thermische, chemische Einflüsse, viele auch den Einfluss des Lichtes. Damit soll nicht gesagt sein, dass nun immer jedem dieser Einflüsse eine besondere Art psychischen Vorganges, eine besondere Empfindung, entsprechen müsse. Im Gegenteil,

---

[1]) Wundt, W., Grundzüge der physiologischen Psychologie. 4. Auflage 1893 S. 25.

[2]) Ich setze hiebei folgende Definition von Reizbarkeit (Irritabilität) und Sensibilität voraus: Die Irritabilität besteht darin, dass gewisse auf ein Wesen einwirkende Kräfte in demselben Vorgänge physiologischer Art auslösen können, ohne dabei die Integrität des Körpers des Wesens zu stören, indem durch bestimmte weitere (physiologische) Vorgänge der frühere Zustand alsbald wieder hergestellt werden kann.

Von Sensibilität im Gegensatz zu Irritabilität wird man dann sprechen, wenn man annimmt, dass den durch den Reiz ausgelösten somatischen Erregungsvorgängen psychische Parallelvorgänge, wenn auch niederster Stufe, entsprechen.

[3]) Sinnesthätigkeit ganz im allgemeinen definiere ich als das rasche Eintreten erster primitiver Veränderungen im psychischen Zustande eines Wesens (Empfindung) unter dem Einflusse einer auf den Körper des Wesens einwirkenden Kraft.

dass die Sinnesempfindungen niederer Tiere weniger scharf von einander geschieden sind, als diejenigen der menschlichen Sinne, ist sehr wahrscheinlich, da ja die menschlichen Sinnesempfindungen, gleichwie die Sinnesorgane, die Endglieder einer langen Entwicklungsreihe von den untersten Stufen des Tierreiches herauf darstellen.

In der Physiologie der menschlichen Sinne liegt ein Bedürfnis nach einer scharfen Definition und Abgrenzung der einzelnen Sinne nicht vor, diese erscheinen vielmehr als etwas gleichsam von selbst gegebenes: wir glauben mit Bestimmtheit erkennen zu können, ob eine Wahrnehmung im einzelnen Falle durch diesen oder jenen Sinn gemacht wurde.[1]) Von diesem Gesichtspunkte aus wird man zuweilen geradezu „Sinn“ mit „Empfindungsqualität“ identifizieren hören. Diess scheint mir nun schon an sich nicht zutreffend: Die Zahl der Empfindungsqualitäten ist weit grösser, als die der vom Sprachgebrauch unterschiedenen Sinne. Der Sprachgebrauch fasst also immer je eine Gruppe von Qualitäten zu einem Sinne zusammen. Aber auch abgesehen davon, wie soll man, wenn die einzelnen Sinne nach der ihnen eigenen Empfindungsqualität definiert werden, dieses Prinzip auch in der vergleichenden Sinnesphysiologie durchführen? Da wir von den Empfindungen eines fremden Wesens uns keine Rechenschaft geben können, fehlte uns dann jegliches Mittel, zu bestimmen, durch welchen Sinn ein Tier eine bestimmte Wahrnehmung gemacht hat. Thatsächlich sagt man ja auch nicht erst dann, ein Tier habe gehört, wenn es diejenige Empfindung gehabt hat, welche wir Schallempfindung nennen, sondern wenn es einen Schall wahrgenommen hat. Riechen nennen wir es, wenn ein Tier einen flüchtigen Stoff vermöge dessen chemischen Eigenschaften wahrgenommen hat. Abgesehen von einigen notwendig werdenden Einschränkungen, auf welche ich alsbald zurückkomme, definiert man also in der vergleichenden Physiologie die Sinne nicht nach der Empfindungsqualität, sondern nach der *Ursache der Empfindung, nach der Reizform.*

Für den Menschen macht es einen grossen Unterschied in der zu stande kommenden Sinnesempfindung, ob nur die von einer Stimmgabel ausgehenden Schallwellen sein Ohr treffen, oder ob das schwirrende Instrument direkt die Haut berührt. Die beiden Empfindungen sind durchaus unvergleichbar. Ebenso aber könnten Schallschwingungen bei Tieren sowohl spezifische Hör- wie Tastorgane erregen; die Frage ist nun: dürften wir auch im letzteren Falle von Hören sprechen? — Welcher Art die zu stande kommende Sinnesempfindung ist, bleibt uns gänzlich verborgen, nach diesem Gesichtspunkte ist es also nicht möglich, die Frage zu entscheiden. Ganz ebenso treten aber Schwierigkeiten auf, wenn wir die Grenzgebiete anderer Sinne betrachten und sie bei Tieren aufsuchen. Diese Schwierigkeiten nun scheint mir die Definition der tierischen Sinne nach der Reizform am besten zu umgehen. Ich meine also: *was uns zum Zwecke vergleichend physiologischer Untersuchung einzig dazu dienen kann, die Sinne zu entscheiden, das ist nach der oben gegebenen Definition von Sinnesthätigkeit im allgemeinen, nicht die Verschiedenheit der den einzelnen Sinnen entsprechenden Veränderungen im psychischen Zustande, sondern die Verschiedenheit der Kräfte, welche die Änderung des Zustandes bedingten.*

Nun sind aber, wie schon erwähnt, Einschränkungen, oder besser Vorsichtsmassregeln bei der Grenzbestimmung der Sinne notwendig: Wir nennen es z. B. nicht Riechen, wenn Ammoniakdämpfe unsere Conjunctiva reizen, oder, wenn ein freipräparierter Froschnerv, in concentrierte Salzlösung

[1]) Dass dies in Wirklichkeit anders ist, wir uns also nicht selten über die Erregungen unserer Sinne täuschen, davon werde ich noch weiter unten zu reden haben.

gelegt, erregt wird, sprechen wir nicht von Schmeckthätigkeit. Alle derartigen Fälle beruhen auf experimentell-physiologischer Nervenreizung, die bezeichnender Weise in ganz abnormen, eigentlich experimentell-pathologischen Zuständen ihren Ursprung hat. In keinem Teile der Physiologie ist es aber so sehr, wie in der Sinnesphysiologie, notwendig, in erster Linie die normalen Lebensbedingungen vorauszusetzen und die unter normalen Verhältnissen (wie sie das freilebende Tier findet) sich abspielenden Prozesse zu erforschen. Dem unter normalen Bedingungen lebenden Tiere geschieht es nicht, dass sein Tastnerv chemisch, sein Geschmacksnerv mechanisch erregt wird. Ausnahmen sind nur scheinbar vorhanden: der Biss einer Giftschlange, der Stich einer Wespe gibt wohl Anlass zu chemischer Reizung der Hautnerven, aber das ist experimentelle Pathologie, einmal von einem Experimentator aus dem Tierreiche ausgeführt. Nichts anderes ist es, wenn ein Raubvogel seinem Opfer die Augen aushackt, wobei dasselbe wohl Lichtblitze sehen mag. — Es wäre unbillig zu verlangen, dass eine Definition und Benennung der Sinne auch solche Verhältnisse mit einbegreifen sollte. Das eine aber lehren uns Überlegungen von der Art der vorstehenden, dass bei Experimenten über die Sinne der Tiere stets zu berücksichtigen ist, ob nicht vielleicht durch das Experiment abnorme, pathologische Bedingungen geschaffen worden sind. Wir kommen mit anderen Worten darauf hinaus, zu fragen, ob, wenn es gelingt festzustellen, dass ein Sinnesorgan für einen bestimmten Reiz empfänglich ist, die Perception gerade dieser Reizart der Zweck oder die Bestimmung jenes Organes ist. Diese teleologische Fragestellung deckt sich in diesem Falle vollständig mit der Überlegung, ob die im Einzelfalle erzielte Reizung auf normalen oder abnormen, natürlichen oder nur experimentell erzeugten Bedingungen beruhte. Wie die Entscheidung hierüber zu treffen sei, darüber lässt sich allgemeines nicht sagen, da für einen jeden Sinn die entsprechenden Massregeln zum Ausschluss abnormer Erregung wieder andere sind.

Die Unterscheidung der Sinne nach der Reizform ergibt so viel Sinne, als es Kräfte gibt, welche normalerweise als Erregungsmittel für das Tier auftreten. Man wird auch zweckmässigerweise danach die Bezeichnungen einrichten und in der Hauptsache von einem mechanischen, chemischen, thermischen und Lichtsinn[1]) sprechen. Unter diese Bezeichnungen lassen sich sämtliche uns bekannten Sinnesäusserungen im Tierreiche unterbringen.[2]) In manchen Fällen wird es am Platze sein, Unterabteilungen zu machen, so z. B. bei Landtieren den chemischen Sinn in Geruch und Geschmack, den mechanischen Sinn in Tast-, Gehörs- und Gleichgewichtssinn zu zerspalten. Besonders bei niederen Tieren werden aber diese spezielleren Unterscheidungen oft versagen und jene beim menschlichen Organismus mit Recht unterschiedenen Sinne sieht man um so mehr ineinander fliessen und ununterscheidbar werden, je niederer ein Tier in der Entwicklungsreihe steht. Ich benütze daher oft jene, weitere Begriffe umfassenden Namen (mechanischer, chemischer, thermischer und Lichtsinn), um damit anzudeuten, dass eine spezielle Unterscheidung entweder überhaupt nicht oder nur jetzt noch nicht möglich sei.

---

[1]) Ich sage absichtlich Lichtsinn und nicht Gesichtssinn, denn zum Sehen, d. h. zum Wahrnehmen der Form von Gegenständen, und deren Lokalisation gehört eine Menge teils bewusster, teils unbewusster Urteile. Der sogenannte Gesichtssinn ist also eine weit höhere psychische Fähigkeit als jene einfachen, von mir hier angenommenen Sinne, welche man zweckmässig als „Primitivsinne" bezeichnen könnte.

In ähnlicher Weise fallen die Begriffe: Raumsinn, Zeitsinn, Kraftsinn, Zeitsinn, Orientierungssinn, Gleichgewichtssinn, Geschlechtssinn (Häckel) aus dem Rahmen einfacher, primitiver Sinnesthätigkeit heraus, sie sind „abgeleitete Sinne." Näheres über diese Frage s. u. A. in meiner früheren Abhandlung (216) pg. 62 f.

[2]) Elektricität kann ebenfalls als Reiz wirken. Gleichwohl ist es kaum zweckmässig, von einem elektrischen Sinne zu sprechen, da es in der freien Natur nicht vorzukommen scheint, dass die Nervenendorgane elektrisch erregt werden. Was wir als Äusserungen eines elektrischen Sinnes beobachten, ist bis jetzt ausschliesslich ein Kunstprodukt des physiologischen Laboratoriums. Doch könnte sich das einmal ändern.

Ausgehend von der Überzeugung, dass die Sinnesorgane in den niedersten Stufen des Tierreiches eine Vereinfachung gegenüber dem Zustande des Sinnesapparates bei höheren Tieren zeigen müssen, und zwar speziell in der Richtung, dass die Spezialisierung für bestimmte Funktionen noch weniger fortgeschritten sein werde, habe ich schon früher (216) den Begriff des „Wechselsinnesorganes“ demjenigen des „spezifischen Sinnesorganes“ entgegenstellt. Im folgenden gedenke ich die Beziehungen dieser beiden Typen von Sinnesorganen zu einander zu erörtern. Ich bespreche zunächst eine besondere Form des Wechselsinnesorganes, das Universalsinnesorgan. Wechselsinnesorgane im allgemeinen habe ich definiert als Organe, die mehreren Sinnen gleichzeitig oder wechselsweise dienen können. Der primitivste Zustand ist der, dass überhaupt nur einerlei Art von Sinnesorganen vorhanden ist, welche sämtliche dem Tiere möglichen Sinnesfunktionen verrichtet. Dies eben ist das Universalsinnesorgan.

Ob man diese meine Bezeichnungen und diese Begriffe acceptiert, wird in der Hauptsache davon abhängen, ob man der oben angegebenen Unterscheidung der Sinne sich anschliesst. Abweichungen von derselben würden sich im weiteren Verlaufe meiner Abhandlung nur in der Weise geltend machen, dass man die Sinne und Sinnesorgane anders benennen würde, als ich es thun zu müssen glaube; sachliche Differenzen werden dadurch nicht bedingt sein: die Thatsache, dass die Spezialisierung und Differenzierung der Sinnesorgane sich in der Tierreihe erst allmählich herausbildet, dürfte über allem Zweifel stehen.

Das Universalsinnesorgan.

Als Universalsinnesorgan bezeichne ich diejenigen Apparate eines lebenden Wesens, vermittelst deren von dem Wesen sämtliche Gattungen von Reizen wahrgenommen werden, welche für dasselbe überhaupt wahrnehmbar sind, oder mit anderen Worten: Apparate, die sämtlichen Sinnen, welche ein Wesen besitzt, als Organ dienen. Es giebt Wesen, welche verschiedene Sinne besitzen, gleichwohl aber nur mit einerlei Sinnesorganen ausgestattet sind.

Im vorhergehenden Abschnitt habe ich erwähnt, dass wir die ersten Anfänge desjenigen psychischen Parallelvorganges bei Eintritt einer physiologischen Erregung eines Wesens, welchen man Empfindung nennt, schon in der Einzelzelle annehmen müssen. Empfindung wird stets nur durch Einwirkung einer Kraft auf das lebende Wesen hervorgerufen (Reiz). Der Thatsache, dass verschiedenerlei Kräfte (Reize) Empfindungen auslösen können, trugen wir damit Rechnung, dass wir demselben verschiedene Sinne zuschrieben.

Die Sinnesthätigkeit ist stets an ein Sinnesorgan gebunden. Indem ich nun den Begriff des Universalsinnesorganes aufstelle, behaupte ich, dass mehrerlei Kräfte in einem einzigen Sinnesorgane, oder in einer einzigen Gattung von Sinnesorganen Empfindung hervorrufen können. Ich glaube damit nur einer fast allgemein anerkannten Anschauung Ausdruck zu geben, denn wer den Protisten oder einzelligen Wesen die Fähigkeit des Empfindens und damit der Sinnesthätigkeit zuschreibt, muss wohl auch immer annehmen, dass das Organ der Sinnesthätigkeit bei diesen Wesen ein Universalsinnesorgan ist. Dass zahlreiche Protisten auf mehrerlei Einflüsse der Aussenwelt (Licht, thermische, mechanische, chemische Kräfte) in normaler physiologischer Weise reagieren, ist bekannt [1]),

---

[1]) Die zahlreichen Arbeiten, welche die Existenz dieser verschiedenen Zellensinne beweisen, sind neuerdings von O. Hertwig (134) so vollständig zusammengestellt, dass ich an Stelle der Wiederholung des dort gesagten auf jenes vorzügliche Werk verweisen kann.

und trotzdem wird es niemand einfallen, den einen Teil etwa einer Amöbenzelle als Aufnahmestelle für chemische, einen andern für mechanische Reize zu betrachten. Der ganze Zellleib, oder genauer genommen, dessen ganze Oberfläche, ist Aufnahmestelle beider, überhaupt aller wirksamen Reizarten, ist somit ein Universalsinnesorgan. Wer der Unterscheidung der Sinne, wie ich sie oben darlegte, zustimmt, wird auch, zum mindesten bei Protisten, die Existenz von Universalsinnesorganen annehmen müssen. Den gleichen Zustand des Sinnesapparates haben wir bei denjenigen Tieren zu erwarten, welche zwar mehrzellig sind, aber noch keine weitergehende Differenziation der Gewebe zu Nerven und zu solchen Organen zeigen, die ausschliesslich oder vorzugsweise der Sinnesthätigkeit dienen. Ja selbst bei Tieren, welche Nerven und Sinneszellen besitzen, nehme ich noch das Vorkommen von Universalsinnesorganen als möglich an: bei gewissen niedrig organisierten Tieren dieser Art sind die Sinneszellen noch geeignet, sämtliche Gattungen von Sinnesreizen, welche bei den Tieren überhaupt als wirksam sich erweisen, zur Wahrnehmung zu bringen. Diese Zellen haben sich dann insofern spezialisiert, als sie von den ursprünglichen Eigenschaften der Zelle nur eine, die der Sensibilität, wohl entwickelt, die anderen dagegen mehr oder weniger eingebüsst haben. Universal ist ihre Thätigkeit aber darum, weil sie sich nicht auf eine besondere Gattung von Sinnesreizen spezialisiert haben, wie es bei den spezifischen Sinnesorganen der Fall ist, sondern noch einfach die Sinnesorgane κατ' ἐξοχήν darstellen, welche für alle Reizarten empfindlich sind.

Diese Eigenschaft dachte ich zu fixieren, indem ich für Organe solcher Beschaffenheit einen Namen wählte, der den Gegensatz zum hochgradig spezialisierten „spezifischen" Sinnesorgane ausdrückt [1]). Durch die Namengebung wird der Begriff, den ich, wie gesagt, als im Prinzip längst anerkannt betrachte, schärfer präzisiert, als wenn man ihn immer erst umschreiben muss, sobald von der Sinnesthätigkeit niederster Tiere die Rede ist.

Wie ist es nun möglich und wie ist es zu verstehen, dass ein einfach gebautes, vollends ein einzelliges Tier mehrerlei Sinne besitzen kann? Zunächst muss ich im Anschluss an das in den Vorbemerkungen Gesagte betonen, dass mit dem Besitze mehrerer Sinne, d. h. der Fähigkeit die Einwirkung von mehrerlei Kräften empfinden zu können, nicht notwendig die Fähigkeit verbunden ist, die Einwirkung dieser verschiedenen Kräfte nun auch immer in verschiedener Weise zu empfinden. Ein Tier, das durch Licht, Wärme, Druck und Geschmack zu Empfindungen veranlasst wird, kann vielleicht nur zu zweierlei Arten von Empfindung befähigt sein, so dass je zwei dieser einwirkenden Kräfte die gleiche Empfindung hervorrufen würden. Dass eine gewisse, wahrscheinlich hochgradige Vereinfachung der Sinnesempfindungen bei niedersten Tieren vorliege, ist ja fast selbstverständlich.

Auf der andern Seite muss aber hervorgehoben werden, dass selbst das einfachste Tier, ja selbst die einzelne Zelle, sehr wohl die Eigenschaften in sich vereinigen kann, welche sie zu verschiedenerlei Sinnesempfindungen befähigen: Um durch chemische Reize erregt werden zu können, muss die Zelle einen Stoff enthalten, der durch bestimmte chemische Kräfte zersetzt oder sonstwie chemisch verändert wird. Diesem Veränderungsvorgang kann ein psychischer Parallelvorgang entsprechen: ist

[1]) „Generalsinnesorgan" wäre gleichbedeutend, doch kaum besser. Die Bezeichnung „Universalsinnesorgan" ist gewissermassen von E. Häckel entlehnt, und zwar einem Satze seiner populären Schrift über „Ursprung und Entwickelung der Sinneswerkzeuge": (pg. 26) „ebenso müssen wir die verschiedenen Sinneswerkzeuge, die ja eigentlich nichts anderes als zusammengesetzte Nerven-Endausbreitungen sind, als lokale Sonderungen oder Differenzierungen eines universalen Sinnesorganes, der äusseren Haut betrachten."

dies der Fall, so hat die Zelle einen chemischen Sinn. Werden durch verschiedene chemische Reize in der nämlichen Zelle ungleiche chemische Umsetzungen angeregt, so ist damit schon die Möglichkeit der Unterscheidung der Reize gegeben.[1])

Ebendieselbe Zelle, welche infolge der ihr eigenen chemischen Struktur zur Reaktion auf chemische Reize befähigt ist, kann gleichzeitig die Befähigung zu weiteren Sinnesthätigkeiten haben: Sie kann Eigenschaften besitzen, infolge deren sie Lichtstrahlen überhaupt, oder bestimmte Arten von Lichtstrahlen absorbiert (etwa durch Pigment), wodurch diese wiederum in der Zelle Prozesse z. B. chemischer oder elektrischer Natur auslösen können.

Endlich kann die gleiche Zelle auch noch zu Empfindlichkeit für Temperaturunterschiede befähigt sein: Ist die Eigentemperatur der Zelle gleich der um sie herum herrschenden Aussentemperatur, so wird die letztere nicht als Reiz auf die Zelle wirken können. Aendert sich die Aussentemperatur, so wird die jetzt zwischen der Zelle und ihrer Umgebung herrschende Temperaturdifferenz leicht den Anlass zu physikalischen Vorgängen in der Zelle geben können. Sind die Vorgänge derart, dass sich mit ihnen psychische Parallelvorgänge verbinden, so hat die Zelle Temperatursinn.

In ähnlicher Weise kann man es sich zurecht legen, dass mechanische Einwirkungen auf die Zelle in derselben Empfindungsakte auslösen.

Versucht man sich eine Vorstellung davon zu bilden, wodurch ein hochstehendes, kompliziertes Sinnesorgan, wie es diejenigen des Menschen sind, seine spezifische Empfänglichkeit für eine bestimmte Reizgattung erhält, so kommt man auf die gleichen Eigenschaften hinaus, wie ich sie hier eben anführte: Das Geschmacksorgan muss in seinen Sinneszellen chemische Substanzen enthalten, welche durch die schmeckbaren Stoffe besonders leicht in bestimmter Weise zersetzt oder umgesetzt werden. Das Temperatursinnesorgan muss eine höhere Eigentemperatur als seine Umgebung haben, wenn es Kälte empfinden soll, u. s. f. Alle diese Eigenschaften können aber, wie gesagt, in mässig vollkommener Ausbildung schon in jeder einzelnen Zelle vereinigt sein, und es kann diese daher sehr wohl die Fähigkeiten besitzen, welche sie gleichzeitig zum Organe mehrerer Sinne macht. Die durch die verschiedenen Reizarten hervorgerufenen intracellularen Vorgänge brauchen nicht alle von einander verschieden zu sein: z. B. ist es sehr leicht möglich, dass das Licht nicht als solches wirkt, sondern indem es chemische Umsetzungen im Zellkörper bewirkt, welche erst empfunden werden.

Im hochkomplizierten Körper eines Wirbeltieres kommt es oft vor, dass ein von aussen einwirkender Reiz eine Veränderung materieller Art in einem Teile des Körpers bewirkt, ohne dass das Tier als Gesamtheit etwas davon empfindet. Beim einzelligen Wesen wird dies nicht anzunehmen sein: Die psychischen Vorgänge, welche sich bei Erregung seines Zellkörpers abspielen, werden relativ sehr einfacher Natur sein, sie werden aber um so sicherer jedesmal eintreten, wenn der Reiz überhaupt eine Reaktion auslöst. Psychische Reaktion und somatische Reaktion werden also hier untrennbar zusammenhängen. Ein ähnlicher Gedanke ist es, den Wundt[2]) mit den Worten ausspricht (p. 289): „wir werden annehmen dürfen, dass diejenigen äusseren Reize, welche die Bewegungen des Protoplasmas anregen, zugleich die Bedeutung von Sinnesreizen besitzen“.

---

[1]) Die Unterscheidungsfähigkeit der Zelle für Reizqualitäten ist jedenfalls eine minimale, wenn auch zweifellos vorhanden. Sie äussert sich fast nur in der Unterscheidung von zwei Reizklassen, die man als anziehende und abstossende bezeichnen kann; erstere werden fast zwangsmässig aufgesucht und verfolgt, letztere ebenso sicher geflohen. Doch ist bezeichnender Weise die Reaktion keineswegs so absolut zwangsmässig und sicher, wie wenn auf einen toten Gegenstand eine Kraft nach strengen und einfachen physikalischen Gesetzen wirkt.

[2]) Wundt. W. Grundzüge der physiologischen Psychologie. 4. Auflage 1893.

Empfindungsreize und Bewegungsreize werden wir bei diesen niederen Geschöpfen gar nicht trennen können. Die Empfindlichkeit gegen die verschiedenen Reizgattungen als die Sinne zu bezeichnen, muss daher auf den ersten Blick gewagt erscheinen. Dass man aber nicht umhin kann, diese Bezeichnungsweise selbst auf die einfachsten Geschöpfe anzuwenden, glaube ich oben gezeigt zu haben. Die Sinne, welche das einzellige Wesen besitzt, sind höchst primitiver Natur, aber es sind Sinne.

Das „einzellige Wesen" möchte ich im weitesten Sinne fassen. Zweifellos gehören hieher die sämtlichen Protozoen, von der einfachsten Amöbe bis zum höchsten ciliaten Infusorium. Wie sich aber die Grenze zwischen Tier und Pflanze im Protistenreiche verwischt, ja genau genommen gänzlich fehlt, so auch in Beziehung auf Sinnesäusserung und auf Reizbarkeit. Vornehmlich sind es die niedersten Pilze, die Bakterien, die gerade das hauptsächlichste Kontingent zu denjenigen einzelligen Wesen stellen, an welchen Sinnesäusserungen eklatant nachzuweisen sind. Ich brauche nur an die bekannten Untersuchungen von Pfeffer (235, 236) zu erinnern, welcher fand, dass Bakterien die Gegenwart von Fleisch und Fleischextrakt in kleinsten Mengen bemerken und aufsuchen, oder, vorsichtiger ausgedrückt, dass sie durch diese Stoffe in kleinsten Mengen angezogen werden. Die gleichfalls nachgewiesene Anziehungskraft des Sauerstoffs auf Bakterien fällt nicht minder unter die Sinnesäusserungen dieser niederen Pflanzen, und zwar wie die ersterwähnten unter die Aeusserungen des chemischen Sinnes.

Viel zitiert und bekannt sind ferner die Beobachtungen Stahl's (302) über Hydrotropismus und Chemotropismus bei dem schon ein wenig höher stehenden Schleimpilz *Aethalium septicum*, dessen eine Riesenamöbe darstellendes Plasmodium dem „Geschmack" seines Nährstoffes, der Gerberlohe, nachzugehen weiss, die Richtung zufliessenden Wassers erkennt, das sauerstoffhaltige Wasser von sauerstofffreiem zu unterscheiden vermag und so fort.

Von besonderem Interesse ist es, dass gewisse Entwicklungsformen höherer Pflanzen und Tiere sich den Protozoen so absolut gleich in ihren Lebensäusserungen verhalten, dass eine Scheidung beider in sinnesphysiologischer Beziehung schlechterdings nicht möglich ist. Ich denke hier an die Schwärmsporen. Gerade an pflanzlichen Schwärmzellen besitzen wir wieder ausgezeichnete Untersuchungen von Pfeffer, welcher die Spermafäden des Farn mit Apfelsäure, diejenigen der Laubmoose mittelst Zuckerlösungen anlocken konnte. Andere Zellen reagierten in charakteristischer Weise auf Asparagin u. s. w. Es liegt nahe, hierbei auch an die Spermatozoen der Tiere zu denken, und thatsächlich sind diese Zellen parasitisch lebenden Protisten äusserst ähnlich. Sinnesäusserungen fehlen ihnen sicherlich nicht, und wir werden nicht fehl gehen, wenn wir annehmen, dass ihnen, wie den Pflanzenspermafäden nach Pfeffer's Untersuchungen, eine Art Schmeckvermögen es anzeigt, wenn sie am Zielpunkt ihrer Bewegung, dem Ei, angekommen sind. [1])

Konnten wir in den Samenzellen der Pflanzen und Tiere Abbilder der flagellaten Protozoen finden, so ahmen andererseits die Leukocyten des Blutes, die Lymphzellen und die Wanderzellen im Wirbeltierkörper eine andere Ordnung der Protozoen nach, die Amöben. Sogar verschiedene Arten dieser Amöben lassen sich aufstellen, wenn wir die kleinen Lymphocyten neben die grossen mononucleären und die polynucleären Leukocyten oder Splenocyten stellen. Dass diese Aehnlichkeit gewisser weisser Blutzellen und Amöben nicht nur in der Form besteht, ist allbekannt; auch ihre Physiologie zeigt Vergleichspunkte. Die Blutzellen sind wie freilebende Amöben zu selbstständiger

[1]) Auch die Eizellen mancher Tiere (Spongien) sind amöboid nnd lokomotionsfähig.

Lokomotion befähigt, sie haben die Eigenschaft „amöboider“ Bewegung, sie reagieren endlich prompt auf Reiz. Die sofortige Anhäufung der Leukocyten an einer verletzten oder sonstwie alterierten Blutgefässwand, ihr Zusammenströmen um einen in den Körper eingedrungenen irgendwie reizenden Gegenstand legen hiefür klares Zeugnis ab. Auch die leicht zu machende Beobachtung, dass die Leukocyten kleine, ins Blut gelangende Partikelchen in sich aufnehmen, „auffressen“, gehört hieher. Denn selbstverständlich ist dies nicht ein zufälliges Eindringen der Partikelchen in den Zellleib, sondern es liegt hier eine aktive Aufnahme von fester Substanz vor. Damit ist aber auch schon die Fähigkeit der amöboiden Leukocyten erwiesen, die Berührung mit festen Bestandteilen wahrzunehmen, ja vielleicht sogar gewisse Eigenschaften derselben zu unterscheiden (da im allgemeinen nur leblose Gegenstände von den Leukocyten gefressen werden). Die Leukocyten haben also Sinnesvermögen in ausgeprägtestem Maasse.[1])

Wir sind hiermit noch lange nicht am Ende mit den Elementen des Menschen- und Tier-Körpers, welchen Sinnesvermögen und Universalsinnesorgane zuzusprechen wären. Genau genommen gilt dies von jeder lebenden Zelle überhaupt, nur in sehr ungleichem Maasse. Für die einzelne Zelle des menschlichen Körpers ist eben dieser Körper eine Art eigener abgeschlossener Welt, in welcher sich ihr Leben abspielt und in der die einzelnen Zellen sich an die Bedingungen ihres Daseins angepasst haben, wie im grossen die ganzen Tiere an ihre Lebensverhältnisse. Die Zelle, welche im Knorpel von massenhafter Intercellularsubstanz umlagert, jeder Ortsbewegung und jedem Verkehr mit anderen Zellen entzogen ist, übt ihre, in der Anlage vorhandenen Fähigkeiten, zu denen auch ihre Sinne gehören, wenig aus, und damit parallel wird eine geringe Entwicklung dieser Fähigkeiten gehen. Die Thätigkeit einer solchen Knorpelzelle wird sich darauf beschränken, dass sie die durch die Intercellularsubstanz ihr zuströmende Nahrung an sich zieht. Dass sie hierbei von Reizen nicht unabhängig ist, wissen wir genau, denn wir wissen, dass eine gewisse Reizung des Knorpels und seiner Zellen (z. B. beim Gelenkknorpel) durch häufig sich wiederholenden Druck für den Bestand dieses Gewebes notwendig ist. Wir wissen auch, dass pathologische, z. B. entzündliche Vorgänge in der Nähe des Knorpels die Knorpelzellen, wahrscheinlich auf chemischem Wege, erregen können, so dass dieselben in einen Zustand veränderter Thätigkeit geraten u. s. f.

Die Knorpelzelle mit ihrer gering entwickelten, doch nicht fehlenden Sinnesthätigkeit ist in dieser Hinsicht einer Muschel vergleichbar, die träge im Sande steckend, wenige Beziehungen zur Aussenwelt hat. Das direkte Gegenteil sind die amöboiden Wanderzellen, mit deren freier Beweglichkeit die sensiblen Eigenschaften wahrscheinlich gesteigert sind. Wieder andere Zellen haben ihr Charakteristikum gerade in der hochgradigen Beeinflussbarkeit durch Reize. Für die Sinneszellen in den Sinnesapparaten kommt der Reiz von der Aussenwelt her, für die contractilen Muskelzellen und die Elemente, aus welchen sich die Drüsen aufbauen, ist es eigentümlich, dass sie den Reiz von einem sich ihnen anlagernden anderen Zellteile, einer Nervenendplatte u. dergl. erhalten. Dass die Reizbarkeit der Nerven- und Muskelzellen sich nicht auf eine Reizart beschränkt, sondern dass mechanische, chemische, thermische, elektrische Einflüsse in ihnen die Thätigkeit, welche diesen Zellen spezifisch ist, auszulösen vermögen, daran brauche ich hier nur zu erinnern, ohne Beweise und Beispiele anführen zu müssen. Nicht anders ist es mit den Flimmerzellen.

---

[1]) Vielfache Versuche haben u. a. gezeigt, dass auch der chemische Sinn bei Leukocyten wohl entwickelt ist. Vergleiche die diesbezügliche Zusammenstellung bei O. Hertwig (134), und die Originalarbeiten von Leber, Massart und Bordet, Steinhaus, Gabritschevsky und Buchner (40).

Im Bisherigen habe ich nur von dem Universalsinnesorgan einzelliger Wesen gesprochen. Wie ich jedoch schon erwähnte, ist dieser Ausbildungsgrad des Sinnesapparates nicht auf die Einzelzellen beschränkt, sondern auch bei vielzelligen Wesen findet er sich noch. Ich denke hierbei nicht mehr an die Reizbarkeit der Einzelzellen eines grösseren Organismus, welche wir als nahezu selbständige Wesen betrachten könnten, die in mehr oder weniger fester Gemeinschaft leben. Ich meine vielmehr, wenn ich jetzt vom Universalsinnesorgane mehrzelliger Wesen rede, Sinneswerkzeuge, welche dem Gesamtorganismus einen Eindruck von der Aussenwelt verschaffen. Hierzu ist erste Vorbedingung, dass der Gesamtorganismus auch ein Gesamtbewusstsein habe. An dieser Stelle beginnt sogleich eine grosse Schwierigkeit. Es ist keineswegs leicht zu sagen, ob eine Gemeinschaft der Zellen, welche wir beobachten, nur ein Zusammenhalten zahlreicher Individuen oder einen wirklichen Organismus darstellt. Ein Gesamtbewusstsein könnte eine derartige Zellgemeinschaft nur im letzteren Falle besitzen. Klarheit darüber, wie eine Zellgemeinschaft aufzufassen sei, wird selbst dadurch nicht in entscheidender Weise gegeben, dass sich beobachten lässt, wie die Zellen derselben zeitweise isoliert als Einzelwesen herum schwimmen, zu anderen Zeiten sich zusammenschaaren, wie solches bei Wesen, die auf der Grenze zwischen Tier und Pflanze stehen, nicht selten der Fall ist. Man kann nicht wissen, ob nicht die zusammengehäuften Zellen in eine nähere Beziehung zu einander treten, als dies durch die blosse Berührung geschieht. [1]) In gleicher Lage sind wir bei den frühesten Entwicklungsformen der Metazoen, welche in Form von Morula, Blastula und Gastrula umherschwärmen. Es fehlt hier gänzlich an Beobachtungen darüber, ob die einzelnen Zellen solcher Wesen in näherem physiologischen Zusammenhang stehen. Solche sind auch begreiflicherweise schwer anzustellen, um so mehr, da jene Formen nur kurze Zeit bestehende Durchgangsstadien sind.

Die Gastrulaform mit ihrer Scheidung in zwei Keimblätter darf wohl mit einiger Wahrscheinlichkeit schon für die meisten Fälle als ein Organismus insofern betrachtet werden, als Reizung eines Teiles der Zellen auch für die übrigen Zellen von Einfluss sein wird. Die Ausbildung einer bestimmten Bewegungsrichtung, die Existenz eines Urmundes deuten darauf hin. Namentlich die Gastrulaähnlichen Dauerformen, die Gasträaden Häckel's, welche zum Teil im Besitze von Tentakeln am Mundrande sind, dürfen als wohlcharakterisierte Tierindividuen gelten.

Innerhalb des Stammes der Zoophyten vollzieht sich der höchst wichtige Uebergang von dem losen Zusammenhang einfach aneinandergereihter Epithelzellen (wie man ihn bei vielen Larven und dauernd bei manchen Spongien findet) zur Ausbildung eines die einzelnen Körperelemente verbindenden Nervensystems, und damit muss auch das sinnesphysiologische Verhalten eine wesentliche Aenderung erfahren. Es ist schon von vornherein die Annahme unwahrscheinlich, dass bei nervenlosen freischwärmenden Larven, etwa von der Form der Blastula oder Gastrula oder bei gastrulaähnlichen Dauerformen (Gasträaden) die Leitung einer Sinneserregung von einem Punkte zum anderen ganz fehle, auch wenn noch die eigentlichen Erregungsleiter, die Nerven, nicht existieren. Versuche über etwaige Erregungsleitung bei derartigen einfachen Metazoen sind aber, wie erwähnt, nicht angestellt und überhaupt sehr schwer anstellbar. Da ist es nun ein grosser Vorteil, dass wir bei zahlreichen höheren Tieren ein Gewebe kennen, das in gewisser Beziehung ähnliche Verhältnisse aufweist,

[1]) Man vergleiche O. und R. Hertwig 136 pg. 169 ff. Genannte Forscher nehmen an, dass ursprünglich getrennte Zellen nachträglich durch Verschmelzung von Protoplasmafortsätzen Verbindungen eingehen können.

wie sie bei jenen einfachen Metazoen vorliegen. Ich meine das Flimmerepithel, dessen Unabhängigkeit vom Nervensystem allgemein anerkannt ist, und in welchem sich gleichwohl in deutlich nachweisbarer Weise Erregungen rasch fortpflanzen. Die Sache liegt ja höchst wahrscheinlich nicht etwa so, dass das Flimmerepithel etwa ganz besonders zur Leitung von Erregungen geeignet wäre, mehr als sonstige Epithelien: es kommt nur der jeweilige Erregungszustand an der äusserlich erkennbaren Bewegung der Flimmerhaare besonders deutlich zur Beobachtung. Grützner hat zuerst bei Reizversuchen am Flimmerepithel festgestellt, dass Erregung wie auch Schädigung des Flimmerepithels sich in demselben in bestimmter Weise fortpflanzt, und zwar ganz vorzugsweise in der Richtung des wirksamen Schlages der Flimmerhaare. Durch sinnreiche Versuche hat sodann Kraft den Nachweis geliefert, dass die Weiterleitung der Erregung nicht, oder jedenfalls nicht allein durch die mechanische Reizung eines Flimmerhaares durch den Schlag des nächstbenachbarten Haares erfolgt. Andererseits hat Verworn für die aus verschmolzenen Flimmerhaaren entstandenen Schwingplättchen einiger Ctenophoren es sehr wahrscheinlich gemacht, dass hier gerade der letztere Modus der Erregungsleitung anzunehmen sei. Die Verhältnisse scheinen also in beiden Fällen ungleiche zu sein. In jedem Falle aber führt uns das Flimmerepithel die Thatsache vor Augen, dass eine rasche Reizleitung von Zelle zu Zelle möglich ist und häufig genug vorkommt. Es besteht somit keine Schwierigkeit, ebensolche Erregungsleitung auch bei niederen nervenlosen Tieren anzunehmen, hier als die einzige überhaupt mögliche. Wenn eine der Oberhautzellen eines einfachen nervenlosen Metazoon von einem beliebigen wirksamen Reize getroffen wird, so ist der Erfolg immer der, dass die betreffende Zelle in Erregungszustand, also den Zustand einer gewissen Thätigkeit gerät. Ist das Produkt oder der Erfolg dieser Thätigkeit derart, dass er selbst wieder einen Reiz für die Nachbarzellen bildet, so pflanzt sich der Erregungszustand auf diese fort u. s. w. In welcher Weise dieses Weitergeben der Erregung erfolgt, ist noch sehr wenig klar. Man kann sich denken, dass die erstgereizte Zelle einen Stoff secerniert, der als chemischer Reiz für die Nachbarzellen wirkt; oder die gereizte Zelle kann durch elektrische oder mechanische Prozesse die übrigen in wirksamer Weise beeinflussen. Wenn ein Schwimmplättchen einer Rippenqualle durch seinen Schlag die Bewegung des nächsten Plättchens auslöst, ist hier die Erregungsleitung in durchsichtigster Weise durch mechanische Einflüsse bedingt. Doch ist diese Uebertragungsart sicher nicht die einzig vorkommende. Ich vermute, dass in den meisten Fällen elektrische und chemische Prozesse die Hauptrolle spielen.

Damit nun ein Reiz, welcher eine oder einige Zellen des Sinnesblattes eines einfachen Metazoon trifft, die Bedeutung eines Sinnesreizes für das gesamte Individuum, bezw. für dessen Gesamtbewusstsein habe, werden wir verlangen müssen, dass die Erregungsleitung im Körpergewebe des Tieres genügend schnell und widerstandslos erfolge, damit der einwirkende Reiz eine Reaktion der Gesamtheit des Tieres erzeugen kann, etwa eine Richtungsänderung der Schwimmbewegung u. ähnl. Diese Fähigkeit wird bei Tieren vom Typus der Morula, Blastula und Gastrula relativ noch sehr wenig entwickelt sein. Früh schon finden sich aber die Bedingungen zur Weiterbildung dieser Fähigkeit (welche genau genommen mit der Sensibilität zusammenfällt).

Wir können uns vorstellen, die erste gereizte Zelle reflektiere ihre Erregung nicht auf eine gleichartige Nachbarzelle, sondern auf eine anders geartete Zelle, welche vielleicht die Oberfläche gar nicht mehr erreicht und so den von aussen kommenden Reizen ziemlich entzogen ist. Es sei z. B. die erste Zelle eine Epithelzelle, die zweite, welche die erste berührt, sei eine kontractile Zelle. Reizung der ersten Zelle würde dann eine Kontraktion der zweiten auslösen. Wieder ein Schritt weiter ist es, wenn sich zwischen die erstgereizte und die schliesslich reagierende Zelle ein

langgestrecktes Zelläquivalent einschiebt, welches mit jenen beiden in Kontakt ist und die Erregung von einer zur anderen Zelle überträgt Damit haben wir die Nerven. Wenn das primitive Nervenelement sich ganz auf die alleinige Ausübung der Reizleitungsfunktion spezialisiert hat, kann die Vollkommenheit dieser Funktion schon eine hohe sein, die Erregung kann sich im Tierkörper mit grosser Schnelligkeit verbreiten: hiermit ist die Verwertung eines Sinnesreizes für den Gesamtorganismus bedeutend erleichtert und der physiologische Zusammenhang der einzelnen Körperteile vervollkommnet.

Immerhin ist der Zusammenhang der Teile eines Organismus bis weit hinauf noch ein beträchtlich loserer, als man ihn von den höheren Tieren her anzunehmen gewohnt ist. Dies gilt auch im speziellen für Sinne und Psyche. Als ein Beispiel für diese Angabe möchte ich eine Beobachtung anführen, die ich schon früher gelegentlich publiziert habe (217). Ich konnte Actinien *(Anemonia, Aiptasia)* einen Tentakel mit einer Schere abschneiden, ohne dass das Tier als Ganzes auf diesen Eingriff reagierte. Selbst die nächst benachbarten Tentakel wurden nicht eingezogen. Dies ist um so auffallender, wenn man bedenkt, dass diese Tiere keineswegs stumpfsinnig, sondern gegen schwächste Hautreize an den Tentakeln, wie auch gegen Erschütterung sehr empfindlich sind.

Ferner liess sich an grossen Actinien *(Adamsia, Anemonia)* zeigen, dass, wenn ein Geschmacksreiz einen Teil des empfindlichen Tentakelkranzes traf, stets nur die direkt getroffenen Tentakel reagierten, indem sie sich nach dem vorgehaltenen Fleischstück ausstreckten. Der Reiz, den ein Tentakel percipiert, wirkt also offenbar nicht auf das Gesamtbewusstsein des Tieres, er wird nicht für die Gesamtheit des Tieres verwertet. Indirekt freilich kommt z. B. das Schmeckvermögen jedes einzelnen Tentakels doch der Gesamtheit des Tieres zu gute, indem bald die eine, bald eine andere Gruppe von Tentakeln eine Beute erfasst, je nachdem sich diese von der einen oder der anderen Seite nähert. So sorgen die einzelnen Tentakel abwechselnd für die Ernährung des gesamten Tieres, ohne dass freilich ein Teil von der Thätigkeit des anderen Kenntnis hätte. Noch mancherlei andere Beobachtungen an Aktinien haben mir die Ueberzeugung verschafft, dass diese Geschöpfe gewissermaassen psychisch in mehrere Komponenten zerfallen, welche nur in einem losen Zusammenhange stehen. Ein Gesamtbewusstsein fehlt, und wenn man von Bewusstsein und Empfindungsvermögen bei diesen niederen Tieren sprechen will, so kann dies nur in dem Sinne geschehen, dass man von Bewusstsein und Empfindung der einzelnen Teile, speziell der Tentakel, spricht.

Auf gleich niedriger psychischer Stufe, wie die Aktinien scheinen mir unter anderen auch die gleichförmig metamer gegliederten Würmer zu stehen. Auch hier hat jedes Segment psychisch und physiologisch einen hohen Grad von Selbstständigkeit. Selbst *Amphioxus* steht hierin noch nicht viel höher.

Die Zoophyten oder „Pflanzentiere" leiten unsern Blick hinüber auf eine andere Klasse von Geschöpfen, mit denen jene gewisse Berührungspunkte haben, auf die Pflanzen, die von diesen Betrachtungen nicht ausgeschlossen sein dürfen. Der hier in Betracht kommende Vergleichspunkt zwischen Tier und Pflanze ist folgender: Die höheren Pflanzen stellen Komplexe von ausserordentlich zahlreichen Zellen dar, aus denen sich ein oft kolossaler und sehr vollkommener Organismus gebildet hat. Seiner sinnesphysiologischen und — wenn man den Ausdruck zulassen will — psychischen Stellung nach steht aber dieser Organismus noch auf der Stufe der niedersten Metazoen. So viel ich weiss, giebt es heutzutage keinen Naturforscher, der den Bäumen und sonstigen höheren Pflanzen ein Gesamtbewusstsein, eine Psyche, und die Fähigkeit des Empfindens vom Standpunkte eines einheitlichen Wesens zuschriebe. Wohl reagieren Pflanzen auf Verletzungen und sonstige äussere Einwirkungen, die sie an irgend einer Stelle treffen, häufig durch Gesamtreaktion, bestehend in Saftströmung oder

sichtbarer Bewegung. Dies ist jedoch keine Sinnesreaktion zu nennen. Die Pflanze besitzt zweifellos Irritabilität, aber keine Sensibilität, oder letztere nur dann, wenn man Sensibilität und Irritabilität als gleichbedeutend betrachtet. Wenn ich auch absehe von dem oben angeführten Unterscheidungsmerkmal zwischen den beiden Begriffen, dass nämlich Sensibilitätsäusserungen stets in psychischen Vorgängen bestehen, welche wir einem Geschöpfe nicht ansehen können, so giebt es doch noch eine weitere Bedingung, welche erfüllt sein muss, damit man eine Reaktion auf Reizung eines lebenden Wesens unbedenklich als Sensibilitäts- oder als Sinnesäusserung bezeichnen kann: Die Reaktion muss verhältnismässig rasch, spätestens innerhalb einiger Sekunden eintreten[1]). Wenn es Pfeffer (Die Reizbarkeit der Pflanzen, Vortrag gehalten in der 65. Versammlung deutscher Naturforscher, Nürnberg 1893) als ein Zeichen von Sensibilität betrachtet, dass sich eine Pflanze heliotropisch nach dem Lichte, eine Wurzel geotropisch in die Erde hinein wendet, so muss demgegenüber betont werden, dass sich dieser Standpunkt in der Pflanzenphysiologie aufrecht erhalten lassen und bewähren mag, nicht aber in der Tierphysiologie. Die Reaktion auf Reiz ist eben bei Pflanzen und Tieren etwas sehr verschiedenes: dass es so verschieden ist, hat seinen Grund wieder darin, dass es nicht nur einerlei Reizung giebt, sondern mehrerlei. Wenden wir Virchow's Bezeichnungsweise an, so haben wir in unserm Fall, bei Sinnesreizung, funktionelle Reizung, kümmern uns aber nicht um die formative und die nutritive Reizung, welche für die Reizbewegungen der Pflanzen so oft massgebend sind (Wachstumskrümmungen, Heliotropismus, Geotropismus u. s. w.). Sie fehlen beim Tiere natürlich auch nicht, aber sie führen zu einer anderen Art von Erregungsvorgängen. Geht man der Sache auf den Grund, so beruhen freilich alle Erregungsvorgänge, ob funktioneller, formativer oder nutritiver Art, schliesslich auf Stoffwechselvorgängen, die sich vielleicht sogar in allen drei Fällen recht ähnlich sein können. Es hiesse aber dem Wort und dem Begriff Sensibilität (= Sinnesempfindlichkeit) Gewalt anthun, wollte man andere als funktionelle Reize Sinnesreize nennen.

Die rasche Erregungsleitung geht den meisten Pflanzen ab. Die natürlich nicht fehlenden Ausnahmen sind bekannt: Die Mimosen (Sinnpflanzen) gleichen in ihrer Reaktion auf Reiz fast den Aktinien. Gewisse Bezirke der Pflanze hängen physiologisch besonders nahe zusammen, die Weiterleitung der Erregung zum übrigen Teile der Pflanze ist erschwert, doch nicht unmöglich. Aber solche Eigenschaften bleiben Ausnahmen bei Pflanzen, sind die Regel bei Tieren; sie stellen den höchsten Grad von Vollkommenheit in sinnesphysiologischer Beziehung dar, welchen die Pflanzen erreichen können, dagegen den niedersten Zustand des Sinnesapparates, welchen man bei Metazoen beobachtet. Nicht umsonst führen die Coelenteraten auch den Namen Pflanzentiere: Sie zeigen eben nicht nur äusserlich in ihrer Gestalt, sondern auch in ihrer Physiologie nahe Beziehungen zur Pflanzenwelt.

Da das Universalsinnesorgan immer zugleich auch unter den weiter unten zu besprechenden Begriff des Wechselsinnesorganes fällt, wird manches von dem, was über das Universalsinnesorgan zu sagen wäre, besser gemeinsam mit jenem abgehandelt. Ich gehe jetzt zunächst an die Besprechung des andern Extremes, des spezifischen Sinnesorganes, dessen Eigenschaften ich für weit abweichend von denjenigen der Sinnesorgane niederster Tiere halte. Die Wechselsinnesorgane vermitteln zwischen beiden.

[1]) Ich habe dieser Bedingung oben auch in der Definition von Sinnesthätigkeit Rechnung getragen. Vergl. S. 3.

Das spezifische Sinnesorgan.

Als spezifische Sinnesorgane bezeichnet man solche Apparate eines lebenden Wesens, vermittelst deren von dem Wesen nur eine bestimmte Gattung derjenigen Reize wahrgenommen wird, welche für dasselbe überhaupt wahrnehmbar sind, oder mit anderen Worten: Apparate, die nur einem der Sinne dienen, welche ein Wesen besitzt. Derjenige Reiz, welcher durch das Sinnesorgan normalerweise wahrgenommen wird, heisst sein adäquater oder homologer Reiz. Andere Reize (inadäquate oder heterologe) werden durch ein bestimmtes spezifisches Sinnesorgan entweder gar nicht percipiert, oder wenn sie eine Empfindung erzeugen, ist es diejenige, welche der adäquate Reiz erzeugt haben würde. Der inadäquate Reiz wird also mittelst des spezifischen Sinnesorganes nicht als das erkannt, was er ist, sondern falsch gedeutet.

Es mag auffallen, dass ich es unterlasse, einer Diskussion von Fragen, welche die spezifischen Sinnesorgane und spezifischen Energien betreffen, eine eingehende Berücksichtigung der diesbezüglichen Litteratur voranzustellen. Doch glaube ich dies mit gutem Grunde zu thun: Die Hauptfrage, die der spezifischen Energien, ist so weit von einer einstimmigen Beantwortung entfernt, dass vielmehr die angesehensten Forscher in dieser Hinsicht zu entgegengesetzten Resultaten gekommen sind. Eine eingehende Diskussion ihrer Anschauungen müsste allein schon einen Band füllen, würde also jedenfalls dem Zwecke dieser Zeilen, welche nur für eine speziell-sinnesphysiologische Abhandlung meinen allgemein-sinnesphysiologischen Standpunkt präzisieren sollen, nicht entsprechen. Zudem ist die neuere Litteratur über den in Rede stehenden Gegenstand erst vor kurzem von Dessoir (69) zusammengestellt und diskutiert worden. Dessoir's Überlegungen mussten schon darum von den meinigen abweichende Resultate geben, weil genannter Forscher die Tiere nicht in den Kreis seiner Betrachungen zieht, sondern die Fragen vom einseitigen Standpunkte menschlicher Physiologie beleuchtet.

Der Grund, auf welchem sich eine vergleichende Sinnesphysiologie aufbauen könnte, ist noch zu wenig konsolidiert, als dass man sagen könnte, die Anschauung dieses oder jenes Forschers habe als Ausgangspunkt für Erörterung allgemein sinnesphysiologischer Fragen zu dienen. Darum wird es erklärlich sein, wenn ich mir die Grundlagen meiner sinnesphysiologischen Anschauungen selbst construiere. Wie schwankend allein die Auffassung des Gesetzes der spezifischen Energieen ist, wird aus folgenden Citaten zu ersehen sein, welche deutlich zeigen, dass in dieser Frage Übereinstimmung noch nicht herrscht.

Wundt äussert sich u. a. wie folgt:

(l. c. pg. 217), ... „Dem liegt aber eine Annahme zu Grunde, auf deren Widerlegung die ganze neuere Nervenphysiologie gerichtet ist: die Annahme einer spezifischen Funktion der nervösen Elementarteile.“

(pg. 285). „Man spricht“ . . . . „häufig jedem Sinnesnerven und jedem Sinnesorgane eine spezifische Energie zu, worunter man die Thatsache versteht, dass die Erregung eines der genannten vier Organe“ [die vier Sinnesorgane des Gesichts, Gehörs, Geruchs, Geschmacks sind gemeint] „und der mit denselben zusammenhängenden Nerven durch irgend einen Reiz eine besondere nur dem betreffenden Organe eigentümliche Beschaffenheit der Empfindung erzeuge. In dieser Allgemeinheit ausgedrückt, bestätigt sich jedoch der Satz von der spezifischen Energie nicht in der Erfahrung.

Weder die Endorgane der Sinnesnerven noch die Sinnesnerven selbst reagieren auf jeden beliebigen Nervenreiz in einer und derselben unveränderlichen Empfindungsqualität, sondern einzelne scheinen durch nicht adäquate Reize gar nicht, andere in beschränkter Weise und nur unter besonderen Bedingungen erregt zu werden. Noch weniger bestätigt sich der Satz von der spezifischen Energie, wenn man damit die Annahme verbindet, die Verschiedenheit der Empfindung sei durch spezifisch verschiedene physiologische Eigenschaften der Sinnesnerven verursacht, eine Annahme, die der vorzugsweise durch J. Müller ausgebildeten Lehre von den spezifischen Energien ursprünglich zu Grunde liegt.“

In schroffem Gegensatze hiezu steht die Ansicht Ziehen's:[1]) (pg. 30 f.) „Zerren Sie den Sehnerven, wie Sie wollen: immer dieselbe einfache Lichtempfindung! Ob diese Abstimmung vorzugsweise in der Bahn oder im Zentrum stattfindet, ist fraglich; wahrscheinlich ist das letztere. Die Hauptsache ist, dass überhaupt eine solche Abstimmung stattgefunden hat, sowohl im peripheren nicht nervösen Apparat, wie in den Nervenenden, wie auf der Nervenbahn und schliesslich namentlich im Zentrum. Dies ist der eigentliche Sinn der Lehre von der spezifischen Energie. Dieselbe zu leugnen, widerspricht allen entwicklungsgeschichtlichen Grundsätzen. Diese letzteren besagen, dass jede Funktion ihr Organ verändert, sich gewissermassen dasselbe erzieht. Wir haben also die Wundtsche Annahme zu verwerfen, dass alle Bahnen und Zentralstationen funktionell indifferent seien und die in den zentralen Zellen ausgelösten Prozesse nur deshalb verschieden seien, weil die Reize verschieden sind und der Reizvorgang in seiner ganzen Individualität in die Nervenbahn aufgenommen wird.“

Häckel kommt zu folgendem Schlusse:

(125 pg. 25) „So bedeutungsvoll nun auch diese Lehre von der „„spezifischen Energie““ der Sinnesnerven ist, so erleidet sie doch durch unsere neuere Entwickelungslehre eine wichtige Einschränkung. Denn angesichts der keimesgeschichtlichen Thatsache, dass sich alle verschiedenen Sinneswerkzeuge samt ihren spezifischen Nerven aus der äusseren Haut entwickeln, müssen wir zugestehen, dass auch die besondere Leistungsfähigkeit der einzelnen Sinnesnerven nicht eine ursprüngliche Eigenschaft derselben, sondern durch Anpassung erworben ist.“

E. v. Hartmann[2]) spricht sich im Anschluss an Wundt folgendermassen aus:

(pg. 368) „. . . Der Versuch beweist ohne Zweifel, dass das Wichtigste für den Nervenprozess die Schwingungsform ist, welche durch die peripherischen und zentralen Endorgane bestimmt und der Faser überliefert wird, und dass von „„spezifischen Energien““ der Nerven hinfort nicht mehr die Rede sein kann. Wenn andererseits Wundt zugibt (pg. 361 ff), dass die Uebung in Prozessen von bestimmter Schwingungsform und Fortpflanzungsrichtung im stande ist, die Nervenmasse mit einer solchen molekularen Disposition zu imprägnieren, „„dass jede eintretende Erschütterung des Molekulargleichgewichts gerade diese Form der Bewegung hervorruft,““ — wenn er ferner einräumen muss, dass diese Anpassung nur zum Teil eine individuell erworbene ist, in der Hauptsache aber schon auf einer angeborenen, ererbten Prädisposition beruht, so ist nicht ersichtlich, weshalb der ältere Ausdruck „„spezifische Energie““ in dem erläuterten relativen Sinne nicht auch ferner beibehalten werden sollte, — höchstens könnte man ihn in den anderen: „„spezifische Disposition““ umwandeln.“

Wieder anders ist die Anschauung von R. Arndt:

(4. pg. 206). „Es . . . . ist in hohem Grade wahrscheinlich, dass die qualitativ verschiedenen

---

[1]) Th. Ziehen, Leitfaden der physiologischen Psychologie. 2. Auflage. Jena 1893.

[2]) E. v. Hartmann, Philosophie des Unbewussten Bd. I.

Empfindungen in chemisch verschiedenen Nerven zu stande kommen oder wenigstens durch chemisch verschiedene Nerven vermittelt werden und dass die quantitativ verschiedenen Empfindungen in verschieden dichten Nerven entstehen, beziehungsweise durch sie ihre Vermittlung finden, oder auch, dass sie auf verschiedener Grösse des sie auslösenden Stosses oder endlich auf letzteren beiden beruhen."

Die Beispiele könnten noch vermehrt werden und man würde erkennen, dass heute fast jeder Forscher die „spezifische Energie" wieder in anderer Weise auffasst und zu erklären sucht. Es heisst also, sich selbst den Weg suchen!

Es ist als zweifellos zu bezeichnen, dass mehrere Sinnesorgane des Menschen und mit ihm der höheren Wirbeltiere spezifische Sinnesorgane sind. Z. B. das menschliche Gehörorgan wird normaler Weise von keinem anderen Reize getroffen, als demjenigen, welchen die Schallwellen ausüben. Schallwahrnehmung ist der alleinige Zweck und die einzige Fähigkeit des Endorganes des *Nervus cochlearis*. Es ist nun aber die Einwirkung heterologer Reize doch nicht ganz ausgeschlossen. Als ein solcher kann in gewissem Sinne die mechanische Berührung des Trommelfells betrachtet werden, ebenso die Wirkung einer Spannungsdifferenz zwischen der Luft innerhalb und ausserhalb der Paukenhöhle, wie sie beim Schluckakte eintritt. Wahrscheinlich ist auch veränderte Blutzirkulation im Ohre zuweilen Ursache von heterologer Reizung des Hörnerven. Alle diese heterologen Reize bewirken stets die Empfindung eines Geräusches oder Schalles. Da nun bei diesen Vorgängen reelle, objektive Schallwellen in der Luft ausserhalb des Ohres oder in der Substanz des Schädels nicht vorhanden sind, ist jene Empfindung eine Sinnestäuschung. Kennten wir ihre Ursache nicht in den meisten Fällen als eine nicht-akustische, so würden wir durch die Qualität der Empfindung zu falschen Schlüssen über die Ursache derselben veranlasst. Thatsächlich geschieht dies auch nicht so ganz selten.

Ebenso verhält es sich mit dem Auge, wo Druck auf den Augapfel oder elektrische Durchströmung, sowie auch manche pathologische Prozesse die dem Auge spezifische Empfindung des Lichtes erzeugen, selbst im absolut dunklen Raume, wo objektiv keine Lichtschwingungen existieren.

Wir haben ferner auch einigen Grund zu der Vermutung, dass auch jede überhaupt wirksame Reizung eines von einem spezifischen Sinnesorgane zum Gehirn führenden Sinnesnerven stets eine solche Empfindung zur Folge hat, welche in dieselbe Kategorie, wie die durch adäquate Reizung des Endorganes bewirkte Empfindung, gehört; d. h. Reizung des Sehnervenstammes erzeugt Lichtempfindung, Reizung eines Hautnerven Tastempfindung u. s. f. Diese Erscheinung wird bekanntlich mit einem von Johannes Müller eingeführten Ausdruck als die spezifische Energie der Sinnesnerven bezeichnet.

Die Eigenschaften der spezifischen Sinneswerkzeuge, welche die höchste Entwicklung des Sinnesapparates darstellen, weichen von den im obigen skizzierten Eigenschaften der Sinnesorgane niederster Tiere weit ab. Im Sinne der Descendenzlehre muss indessen angenommen werden, dass zwischen beiden ein phylogenetischer Zusammenhang besteht, dass erstere sich aus letzteren herausentwickelt haben. Zeugnis hiefür legt uns die Keimesgeschichte ab, indem aus den mit Universalsinnesorganen ausgerüsteten ursprünglichen Keimzellen und den sinnesphysiologisch noch auf gleicher Stufe stehenden mehrzelligen Embryonalstadien sich das fertige Tier mit seinen spezifischen Sinnesorganen bildet. Zwar können wir beim Menschen und den höheren Wirbeltieren nicht wohl von Ausübung von Sinnesthätigkeiten in den niedersten Embryonalstadien sprechen, wohl aber, wie wir sahen, bei vielen wirbellosen Tieren. Die Samenzellen aller, die Eizellen einiger Tiere konnten wir

als einzellige Wesen mit Lokomotionsfähigkeit und Universalsinnesorgan auffassen, nicht minder die schwärmenden Gastrulalarven vieler Tiere, unter denen *Amphioxus* und die Tunicaten die höchsten Vertreter darstellen dürften. Die veränderten Bedingungen, unter welchen der Wirbeltierkeim sich entwickelt, bringen es mit sich, dass mit der freien Beweglichkeit auch die Gelegenheit zur Ausübung von Sinnesthätigkeiten bedeutend zurücktritt. So findet man jetzt bei nur wenigen Tieren in der Entwicklung deutlich den Zustand des Universalsinnesorganes beim Embryo neben ausgesprochen spezifisch differenzierten Sinnesorganen beim fertigen Tiere vor. Das hindert nicht, dass wir diesen Entwicklungsgang als den in der Phylogenie durchlaufenen betrachten; ist es doch bei den anderen Organsystemen nicht weniger notwendig, die Vergleichung zahlreicher Tierklassen zu Hilfe zu rufen, um ein lückenloses Abbild der Phylogenie in der Ontogenie wiederzufinden.

Indem ich nun im folgenden darauf ausgehe, nachzuweisen, dass zwischen Universalsinnesorgan und spezifischem Sinnesorgan sich phylogenetisch ein Zwischenglied einschiebt, das von mir sogenannte Wechselsinnesorgan, ist es zunächst unumgänglich, in kurzem den hauptsächlichsten Unterschied zwischen jenen beiden Endgliedern der Reihe zu charakterisieren. Vor allem wird es darauf ankommen, die Frage zu erörtern, was dem spezifischen Sinnesorgane seine spezifischen Eigenschaften im Gegensatz zu dem universalen Organe verleiht.

Das zunächst in die Augen fallende an den spezifischen Sinnesorganen ist die Thatsache, dass heterologe Reize in der Mehrzahl der Fälle wirkungslos sind. Lichtwellen in grösster Intensität werden vom Ohre oder der Nase niemals wahrgenommen, Schallwellen oder Gerüche nie vom Auge u. s. f. Und doch sind die percipierenden Elemente jedes Sinnesorgans protoplasmatische Gebilde, von welchen man sonst gewohnt ist anzunehmen, dass sie nicht nur auf eine Reizart, sondern auf eine Mehrzahl von Reizen zu reagieren pflegen. Isolierte lebende Zellen reagieren im allgemeinen auf mechanische, chemische, thermische, elektrische und Licht-Einflüsse, wenn auch auf die verschiedenen Kräfte in ungleichem Masse. Niemals aber findet man, dass eine isolierte Zelle nur einer Reizqualität gegenüber empfänglich ist, und gegen alle anderen sich gleichgiltig und unempfänglich verhält.

Nun ist ja zunächst in einigen Fällen die Art und Weise ganz klar, wie es bewirkt wird, dass nur eine Reizqualität in einem Sinnesorgan zur Geltung kommt. Nehmen wir z. B. das Ohr, so ist ohne weiteres verständlich, dass zu dem in ihm enthaltenen Nervenendapparate unter normalen Verhältnissen, d. h. bei unverletztem Organe, nur Erschütterungswellen der Luft oder des Schädels gelangen können, während Gerüche, Geschmäcke, Lichteinwirkungen und selbst Temperatureinflüsse vollständig ausgeschlossen sind. Andererseits können die in eine gleichförmige Schleimhaut eingebetteten Endorgane der Riech- und Schmecknerven, wie auch die empfindenden Elemente der Retina nicht von Schallwellen, erstere auch nur schwer von Lichtwellen getroffen werden.

Auf der anderen Seite wirkt der optische Apparat des Auges darauf hin, dass die in beliebiger Richtung ins Auge einfallenden Strahlen auf der Netzhaut sich vereinigen, die Durchsichtigkeit seiner Medien ist geeignet, möglichst den Lichtstrahlen den Durchgang zu gewähren. Das Trommelfell, die Gehörknöchelchen und die Endolymphe sind in einer in die Augen springenden Weise dazu geeignet, selbst die feinsten Tonschwingungen dem Hörnerven zuzuleiten. Der versteckt liegenden Riechschleimhaut werden infolge der Konfiguration der Nasenhöhle die riechenden Dünste mit der Atemluft zugeführt, die Geschmacksknospen haben Gelegenheit mit den in den Spalten der *Papillae vallatae* und *foliatae* stagnierenden Flüssigkeiten in ausgiebigste Berührung zu treten und sie hierbei auf ihren Geschmack zu prüfen.

Die bisher aufgezählten Beispiele betrafen lauter ziemlich klar liegende Verhältnisse, indem

die in Rede stehenden Arten von Sinnesreizen immer ganz ungleiche Wirkungsbedingungen hatten. Schwieriger wird die Sache, wenn wir zwei Reize betrachten, welche ungefähr die gleichen Wirkungsbedingungen haben. Einen solchen Fall finden wir schon im menschlichen Geruchs- und Geschmacksorgan: Die Riech- und Schmecknervenendigungen sind, wie man doch annehmen muss, der Einwirkung der thermischen Eigenschaften des sie berührenden Mediums (Luft bezw. Flüssigkeiten) ebenso ausgesetzt, wie derjenigen der chemischen Eigenschaften, des Geruchs und Geschmacks. Es ist eine Eigenschaft der in die Nase strömenden Luft, dass sie zuweilen Gerüche mit sich führt, es ist aber nicht minder eine Eigenschaft derselben, dass sie eine bestimmte Temperatur hat, die in vielen Fällen von der Eigentemperatur der Riechschleimhaut weit abweicht. Auf anderen Schleimhäuten wird diese Temperaturdifferenz mit Sicherheit als solche erkannt. Erkannt wird sie nun zwar auch auf der Zunge und vielleicht auch auf der Riechschleimhaut (erwiesen ist letzteres meines Wissens nicht). Es entspricht jedoch der allgemeinen Annahme, die Wahrnehmung der Temperaturdifferenz auf der Zunge, ebenso wie das Tastvermögen der ganzen Oberfläche dieses Organes als an besondere, von den Schmecknerven verschiedenen Nerven (*Trigeminus*) bez. Nervenendorgane geknüpft zu betrachten. Erwiesen ist dies indessen keineswegs, ebensowenig wie die Trennung der Empfindungsorgane der übrigen Schleimhäute in Tast- und Temperaturorgane. Ich enthalte mich in dieser Hinsicht jeder Hypothese, da das vorliegende Thatsachenmaterial viel zu dürftig ist.

Man versucht ja auch bekanntlich neuerdings, nicht nur die Modalitäten der Empfindung, die einzelnen Sinne, sondern sogar die Qualitäten, welche sich innerhalb der einzelnen Sinne unterscheiden lassen, als durch spezifische Verschiedenheit der percipierenden Organe geschieden hinzustellen. So hat man den Temperatursinn in zwei Hälften zerspalten, Kälte- und Wärmesinn, welchen getrennte Nerven und Endorgane zukommen sollten (Herzen, Goldscheider). Diese Trennung ist, wie auch Dessoir hervorhebt, keine glückliche und jedenfalls fehlt es am Beweis für ihre Richtigkeit.

Hj. Öhrwall (225) hat den Geschmackssinn in vier durch spezifische Energieen geschiedene Qualitäten gespalten, welche an besondere Endorgane gebunden sein sollten. Abgesehen davon, dass eine Bestätigung der Öhrwall'schen Versuche von anderer Seite bis jetzt fehlt, scheint mir auch die Untersuchung des genannten Autors nicht so ganz überzeugend. Es müssten sehr starke Beweisgründe sein, die in dieser Frage das letzte Wort sprechen liessen, denn eine Thatsache steht schwerwiegend der Annahme Öhrwall's entgegen, das ist die Vergleichung mit dem Geruchssinn: Es ist kaum denkbar, dass alle die einzelnen Geruchsqualitäten durch bestimmte, spezifisch von einander unterschiedene Endapparate in der Riechschleimhaut erkannt werden. Dazu ist erstens die Zahl der unterscheidbaren Gerüche zu gross und zweitens ist die Annahme desshalb nicht zu halten, weil sie eine ganz sonderbare Konsequenz hätte: Eine ganze Menge der heutzutage bekannten Gerüche ist uns erst durch die moderne Chemie bekannt geworden; für diese alle aber, deren viele von den altbekannten wesentlich abweichen, müssten spezifische Empfindungsorgane von jeher gebildet sein; denn wenn ein Mensch, der eine solche Substanz nie zuvor kennen gelernt, an einer Probe derselben riecht, erkennt er sofort, dass sie einen spezifischen, von allen bisher ihm bekannten abweichenden Geruch hat. Ein Beispiel: wie viele Menschen giebt es, die niemals den äusserst charakteristischen Geruch des Camphers, des Terpentinöls, des Petroleums, der Vanille gerochen haben, und dann zu irgend einer Zeit ihres Lebens ihn zum ersten Male riechen. Wenn es sich um halbwegs aufgeweckte Menschen handelt, so werden sie binnen kurzem imstande sein, diese Gerüche mit Sicherheit von einander und von den bisher bekannten zu unterscheiden. Sollten in der Riechschleimhaut dieser Menschen vanilleempfindliche, campherempfindliche Zellen u. s. w.

vorgebildet sein, selbst „auf die Gefahr hin“, dass sie nie in Wirksamkeit treten könnten, wenn einmal das eine oder andere Individuum, wie es deren tausende giebt, jene Gerüche nie zu riechen bekommt? Der begeistertste Anhänger teleologischer Weltauffassung wird nicht so weit gehen, zu behaupten, in der menschlichen Riechschleimhaut sei eine so weise Anordnung getroffen, dass jedem existierenden Riechstoffe empfindende Zellen zugeteilt seien, so dass die Nase so viel Zellarten enthielte, als unterscheidbare Geruchsqualitäten existieren. Nun wäre freilich die Annahme möglich, dass eine relativ kleinere Zahl von primären, einfachen Elementargerüchen durch mannigfache Combination die zahllosen uns unterscheidbaren Gerüche konstituieren. Es gibt unzweifelhaft Mischgerüche, welche nicht als gemischte Eindrücke erkannt werden, wenn nicht die einzelnen Componenten dem Geruchssinne bekannt sind.

Berechnet man für eine willkürlich gewählte kleine Zahl, welche man als Zahl der etwa existierenden hypothetischen Elementargerüche definiert, nach der Methode der Combinationsrechnung ohne Wiederholung einzelner Faktoren die Summe der möglichen Combinationen, so kommen allerdings schon grosse Zahlen heraus. Nimmt man z. B. 10 Elementargerüche an, so liessen sich diese in mehr als 1000 Arten combinieren. [1]) Man sieht es wäre theoretisch nicht undenkbar, aus einer kleineren Zahl von Elementargerüchen sich die sämtlichen Geruchsqualitäten zusammengesetzt zu denken, um so mehr, da, wie ich oben erwähnte, Mischgerüche keineswegs immer als solche empfunden werden, sondern den Eindruck eines Elementargeruchs machen können. Ich bin daher auch der Überzeugung, dass ein grosser Teil der bekannten und einfach erscheinenden Gerüche sich als zusammengesetzt wird nachweisen lassen. Für die Hypothese jedoch, dass es in der Riechschleimhaut eine kleine bestimmte Zahl von spezifisch verschieden disponierten Nervenendapparaten giebt, welche dadurch, dass die ihnen spezifischen Empfindungen sich in mannigfacher Weise combinieren, die Vielheit der Gerüche erklären könnten, fehlt der Boden noch gänzlich. Die Erscheinung der Mischung und Combination der Gerüche lässt sich ohne diese Annahme erklären.

Solange nun die spezifische Verschiedenheit der einzelnen Riechzellen noch so sehr in Frage steht, wie es der Fall ist, steht es mit derselben Annahme für die Geschmackszellen ebenfalls schlecht. Sollte aber die Hypothese Öhrwall's in unzweideutiger Weise bestätigt werden, so würde dies zugleich für die Geruchsphysiologie von grösster Bedeutung, in dem oben besprochenen Sinne, sein.

Noch weit mehr Schwierigkeit bezüglich der Voraussetzung spezifischer Disposition als der menschliche Riech- und Schmeckapparat machen die Sinnesorgane vieler Tiere. Ein Beispiel: in der Haut der meisten Fische und vieler Amphibien finden sich Sinnesorgane, die auf den ersten Blick etwas an die Geschmacksorgane auf der menschlichen Zunge erinnern (die sogenannten Seitenorgane). Daneben finden sich noch weitere Hautsinnesorgane, die den Geschmacksknospen der Zunge sogar zum verwechseln gleichen. Die Organe erstgenannter Art und die eigentliche Knospen der Fischhaut haben das gemeinsam, dass sie aus einer Anzahl zu einer Gruppe zusammengeordneter innervierter

[1]) Auch die Methode der Combination mit Wiederholung einzelner Faktoren dürfte vielleicht angewendet werden, und ergiebt natürlich noch viel grössere Werte. Die notwendige Konsequenz davon, dass man eine solche Combination als zulässig betrachtete, wäre aber folgende Annahme: der Mischgeruch müsste für die Empfindung qualitativ anders ausfallen, wenn der Elementargeruch a mit einem zweiten b im Intensitätsverhältnis $m : n$ sich combiniert, als wenn sie sich im Verhältnis $m_1 : n_1$ oder $m_2 : n_2$ combinieren (wobei m n m_1 n_1 m_2 n_2 beliebige Zahlen sind.) Damit würde die Zahl der möglichen Combinationen natürlich unendlich gross.

Sinneszellen bestehen, während die Haut in der Umgebung des Sinnesorgans von gewöhnlichen Epithellagen gebildet ist, welche mit Nerven keine Verbindung haben. Dieser Typus findet sich sehr weit verbreitet in der Haut der Wassertiere. Auch bei Würmern und Mollusken finden wir ganz ähnliche Knospenbildungen vor. In allen diesen Fällen, so auch bei den Fischen und Amphibien, pflegen die Sinneszellen feine Haare zu tragen, die als ein integrierender Bestandteil der Sinnesapparate betrachtet werden. Da ich nun diese Seitenorgane als den Geschmacksknospen so ähnlich bezeichnet habe, wie kommt es da, dass, wie wir weiter unten sehen werden, diese beiden Organarten ungleiche Funktion haben? Warum sind die Seitenorgane so ganz unempfindlich gegen Geschmackseindrücke, die doch von den Geschmacksknospen ganz vorzugsweise, vielleicht sogar ausschliesslich percipiert werden? Wir dürfen uns nicht verhehlen, dass, so sehr diese Frage berechtigt ist, wir ihr nichts destoweniger bis jetzt ratlos gegenüber stehen. Es giebt nun allerdings Forscher, welche nicht genug die prinzipielle Verschiedenheit der Knospen und der Seitenorgane betonen können (ich will nur Merkel, Malbranc und F. E. Schulze nennen), und die es für einen fundamentalen Irrtum halten, wenn man beide Organformen zusammenwirft. Sehen wir aber zu, worin die morphologischen Verschiedenheiten derselben bestehen, so sind dies folgende:

Seitenorgane	**Becherorgane** (Geschmacksknospen)
Segmentale Anordnung,	diffuse Verbreitung,
Verbreitung über den ganzen Rumpf,	vorzugsweise am Kopf und im Munde zu finden,
Vorkommen nur bei Wassertieren,	auch bei Landtieren,
Sinneszellen kurz, birnförmig,	Sinneszellen lang, fadenförmig,
Die Sineszellen tragen lange Haare (Borsten).	Die Sinneszellen tragen kurze Haare (Stäbchen).

Es ist ohne weiteres klar, dass diese Unterschiede gar nichts beweisen, am wenigsten der Unterschied in der Gestalt der Zellen, auf welche so grosses Gewicht gelegt wird. Mit allen den angegebenen Charakteren versehen könnten wir uns jene beiden Organformen doch sehr wohl ganz der nämlichen Funktion dienend denken.

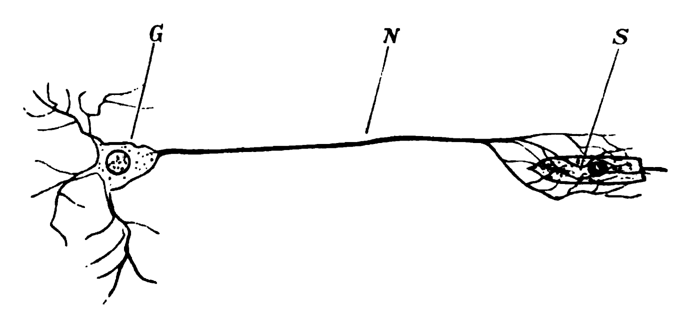
Am wertvollsten sind die längeren Borsten der einen Form gegenüber den kürzeren Stäbchen der andern. Sie mögen die Einwirkung mechanischer Reize, vielleicht sogar, wie man schon angenommen hat, der Schallwellen begünstigen — wie aber sollten sie es bewirken, dass diese Organe von chemischen Reizen nicht beeinflusst werden? — Keine der angeführten Eigenschaften der Seitenorgane und der Schmeckbecher reicht hin, um uns einigermassen eine Aufklärung dafür zu geben, dass das eine Organ chemischen, das andere mechanischen Reizen gegenüber seine Thätigkeit entwickelt.

Aehnliche Fälle liessen sich in grosser Zahl anführen. Sie leiten uns zu dem Kernpunkte der Frage von den spezifischen Energien der Sinnesapparate. Die Erscheinungen, welche man unter diesem Namen zusammenfasst, zerfallen eigentlich in zwei wesentlich geschiedene Gruppen, diese sind:

1) Die Thatsache, dass jeder spezifische Sinnesapparat, bestehend aus Sinnesorgan, Leitungsnerv und einem korrespondierenden Bezirke des Zentralorganes, auf jede wirksame Reizung mit der ihm spezifischen Empfindungsmodalität reagiert. (Die spezifische Energie im engeren Sinne.)

2) Die Thatsache, dass spezifische Sinnesapparate überhaupt nur auf bestimmte Einflüsse (Reize) mit Empfindung reagieren, und für diese dann hervorragend empfänglich sind, während sie auf andere (inadäquate) Einflüsse gar nicht reagieren. (Die spezifische Disposition der Sinnesorgane.)

Die unter 1) zusammengefassten Erscheinungen bieten dem Verständnis fast weniger Schwierigkeit als die Thatsachen der spezifischen Disposition. Welche Empfindungen durch Vermittlung eines Sinnesorganes ausgelöst werden, das ist zunächst und vor allem bestimmt durch die Natur des Zentralorganes, in welches der Sinnesnerv einmündet, und welches der eigentlich empfindende Teil ist. Es wäre nun denkbar und es ist sogar sehr wahrscheinlich, dass das Zentralorgan verschieden reagieren, d. h. verschieden empfinden würde, je nachdem ihm von der Peripherie her die eine oder die andere Reizart zugeführt würde (Indifferenz der Funktion, Wundt l. c. p. 235). Die Thatsache, dass trotzdem eine gewisse, oft hochgradige, Beschränkung in der Zahl der Reizarten existiert, welche für einen Sinnesapparat die wirksamen Excitantien darstellen können, erklärt sich unschwer mittelst einer Vorstellung, die, schon wiederholt ausgesprochen (so von E. Hering), erst neuerdings wieder von O. Hertwig (134) nachdrücklich betont und in ihrer Tragweite gekennzeichnet ist, ich meine die spezifische Energie der einzelnen Zelle. Hertwig versteht unter dieser Bezeichnung die Erscheinung, dass „auf die gleiche Reizursache verschiedene Organismen oft in ganz entgegengesetzter Weise gemäss ihrer spezifischen Struktur" antworten (134 p. 76), dass also die Drüsenzelle anders reagiert, als die Muskelzelle, Ganglienzelle, Epithelzelle, Bindegewebszelle. Als Organismen sind also für diesen Fall auch schon die einzelnen Zellen zu verstehen. Eine Folge der specifischen Energie der Zelle ist es auch, dass eine bestimmte Zellart auf verschiedenartige Reize oft in einer und derselben Weise reagiert, welche Weise eben durch die spezifische, anatomische und chemische Struktur der reagierenden Zelle bestimmt ist. So reagiert eine Muskelzelle auf jeden wirksamen Reiz mit Kontraktion, jede Drüsenzelle mit Sekretion eines bestimmten Stoffes, nie aber umgekehrt. Denken wir uns nun in den Sinnesapparat an irgend einer Stelle eine Zelle eingeschaltet, welche, wie sie auch immer gereizt werden möge, stets mit derselben (physikalischen oder chemischen) Thätigkeit reagierte, so ist es leicht verständlich, wenn der von ihr zentralwärts weiterlaufende Teil des Sinnesapparates stets nur einerlei Art von Erregung zugeführt erhält. Es gelangt eben nicht der Erregungsvorgang der zuerst erregten Zelle durch einfache Leitung ins Gehirn, sondern der Vorgang wird ein oder mehreremale durch Energieverwandlung verändert, manche Reize werden wie von einem Siebe zurückgehalten. Es sei z. B. S eine Sinneszelle, etwa aus dem menschlichen Geschmacksorgan; sie ist umsponnen von der Endauffaserung des Sinnesnerven N, welcher auf der andern Seite im Zentral-



organ in die Ganglienzelle G einmündet. Der Bau des Sinnesorganes möge nun bedingen, dass der von der Oberfläche der Zungenschleimhaut her einwirkende Geschmacksreiz ausschliesslich oder vorzugsweise die Sinneszelle und nicht die Endausbreitung des Nerven trifft. Die Folge der Reizung der Sinneszelle durch den Geschmacksreiz wird eine Thätigkeit der Sinneszelle sein, nehmen wir an, eine chemische Thätigkeit, d. h. die Sekretion eines Stoffes an ihrer ganzen Oberfläche. Der secernierte Stoff nun wird erst den Reiz für das eigentliche Nervenende bilden, mit welchem er, da dasselbe die

Zelle allseitig umspinnt, in ausgedehntem Masse in Kontakt kommen wird. Wie nun die Leberzelle stets Galle, die Nierenzelle Harn secerniert, so wird die Sinneszelle auch ihren spezifischen Stoff haben, den sie ausscheidet, und welcher es bedingt, dass das Nervenende, wie auch immer ursprünglich die Sinneszelle erregt worden war, in monotoner Weise stets denselben Reiz zugeführt erhält; die Folge ist eine spezifische Empfindung des Sinnesapparates.

Die soeben gemachten Annahmen enthalten nichts unmögliches oder auch nur fernliegendes. Sie stellen vielmehr nur eine speziellere Fassung des alten J. Müller'schen Satzes dar, dass wir nicht die Zustände der Aussenwelt empfinden, sondern die Zustände in unsern Sinnesorganen, unterstützt durch unsere neuesten Erfahrungen über den Modus der Nervenendigung in einigen Sinnesorganen.

Am schwierigsten könnte es scheinen, anzunehmen, dass der primäre Reiz gerade die Sinneszelle und erst durch deren Vermittlung den Nerven, und nicht direkt den Nerven treffen sollte. Doch dürfte sich das für die meisten Fälle wohl verstehen lassen. Beispielsweise in der Geschmacksknospe, wo der Nerv mit seinen feinsten Endfasern sich hauptsächlich zwischen den Schmeckzellen eingebettet findet, welch letztere wenigstens mit einer Seite frei an der Oberfläche liegen, ist es sehr erklärlich, wenn der Nerv selbst entweder gar nicht oder nur sehr wenig vom Reiz direkt getroffen wird. In der Retina, lässt sich voraussetzen, wird der Lichtstrahl die durchsichtigen inneren Schichten fast widerstandslos passieren, ohne erregend zu wirken. Im eigentlichen Sinnesepithel aber, welches von den Pigmentzellen mit chemisch sehr leicht veränderlichen Substanzen versehen wird (Sehpurpur etc.), sind die Bedingungen zu chemischer Wirksamkeit des Lichtstrahls und damit zu Reizungsvorgängen gegeben.

Ich gedenke nicht, diese Einzelheiten hier für die sämtlichen Sinne durchzuführen, da sie nicht direkt in die uns hier interessierenden Fragen eingreifen, und die eigentliche Art der Nervenendigung noch vielfach ungenügend bekannt ist. Ich gehe vielmehr jetzt weiter zu der zweiten Gruppe von Erscheinungen auf dem Gebiete spezifischer Sinnesenergien, der Eigenschaft der spezifischen Disposition der Sinnesorgane für bestimmte Reize.

Wie eine solche im Grossen zu stande kommen kann, habe ich oben schon besprochen, und an den Beispielen einiger menschlicher Sinnesorgane durchgeführt. Es erübrigt nur noch auf die schwierigeren Fälle einzugehen, denen wir schon beim Menschen, mehr aber noch bei niedriger stehenden Wesen häufig begegnen, und für welche ich als Beispiel oben die Seitenorgane der Amphibien und Fische anführte. Obgleich in dem Bau dieser und ähnlicher Sinnesorgane zunächst nichts liegt, was für unser Verständnis die Erfolglosigkeit der einen Reizart, die Wirksamkeit der anderen genügend erklärt, bleibt die Thatsache bestehen, dass derartige Sinnesapparate gegen die verschiedenen Einflüsse der Aussenwelt in ungleicher Weise sich verhalten. Eine ähnliche spezifische Disposition hätten nach Hj. Öhrwall die einzelnen Zellen des menschlichen Geschmacksorganes für die verschiedenen Geschmacksqualitäten, nach Helmholtz die empfindenden Elemente der Retina für die verschiedenen Farben. Wie man sich die spezifische Disposition in diesen beiden Fällen zustande kommend denken soll, ist noch völlig unklar. Relativ durchsichtig ist die Sachlage beim Temperatursinne, wenn man über dessen Thätigkeit die von Hering herrührende Auffassung teilt. Die thermischen Endapparate haben in jedem Augenblicke eine Eigenschaft, welche für die durch sie vermittelte Empfindung entscheidend ist, nämlich ihre Eigentemperatur. Berührung mit einem ihnen gleichtemperierten Gegenstande löst in den Endapparaten keine Thätigkeit, somit auch keine Empfindung aus, und wenn die Endapparate infolge eines von aussen einwirkenden Temperaturunterschiedes ihre Eigentemperatur

so geändert haben, dass sie eine der Aussentemperatur gleiche Temperaturerreichen, so werden sie eben damit für die aussen herrschende Temperatur, die bisher für sie einen Reiz darstellte, unempfindlich. Erregt werden sie nur durch einen Unterschied zwischen Eigentemperatur und Aussentemperatur. Wie sich die Erregung äussert, ob, wie Dessoir annimmt, in Ausdehnung bezw. Zusammenziehung des Endorganes, oder in anderer Weise, das kommt für uns hier nicht in Betracht.

Ein zweiter verständlicher Fall von spezifischer Disposition ist derjenige des Auges, besonders mancher Formen desselben, wo der Zusammenhang zwischen Pigmentanhäufung und Lichtabsorption klar ist. Auch dass die einzelnen Hörzellen auf bestimmte Töne reagieren, ist zu begreifen, denn wenn sie auch nicht selbst auf dieselben abgestimmt sind, so ist es doch der zu ihnen gehörige nichtnervöse Teil des Sinnesorganes, die schwingende Basalmembran und vielleicht die Cortischen Bögen.

Am wenigsten zu durchschauen sind die Verhältnisse bei denjenigen Sinnen, die den Hauptgegenstand vorliegender Abhandlung bilden, beim Geruch und Geschmack. Ich habe oben auseinander gesetzt, dass ich nicht annehmen kann, es sei erwiesen, dass der menschliche Riechnerv und ebenso der Geschmacksnerv, bezw. seine Endorgane eine spezifische und ausschliessliche Disposition für den chemischen Reiz besitzen, und dass andersartige Reize stets erfolglos blieben. Ebensowenig erwiesen ist es, dass der Riechnerv mehrere, durch spezifische Disposition von einander verschiedene Arten von Endapparate besitze; auch für den Geschmackssinn ist dies noch nicht zweifellos. Doch darf wohl bezüglich dieser beiden Sinne behauptet werden, dass die Möglichkeit der Existenz von Eigenschaften, welche die einzelnen, zusammen ein Sinnesorgan konstituierenden, Sinneszellen mit spezifischer Disposition für je eine bestimmte Reizqualität versehen, nicht zu leugnen ist. Versucht man sich zurecht zu legen, wie eine solche Eigenschaft zustande kommen könnte, so hätte man wohl daran zu denken, dass die einzelnen Sinneszellen verschiedene chemische Bestandteile enthielten, welche für jede Zellgattung charakteristisch sind, und durch die einzelnen Riech- oder Schmeckstoffe in bestimmter Art zersetzt oder verändert werden. Es müsste zum Beispiel eine für süssen Geschmack empfindliche Zelle eine Substanz enthalten, welche durch alle süssschmeckenden Stoffe in der Weise zersetzt würde, dass aus ihr ein für den Geschmacksnerven als Reiz wirkender Stoff in Freiheit gesetzt wird; bittere Stoffe müssten in dieser Zelle entweder gar keine Zersetzung bewirken, oder eine solche, deren Endprodukte für den Geschmacksnerven keinen Reiz darstellen. Daher dann die spezifische Disposition des (aus Sinneszellen und Nervenendfasern zusammengesetzten) Sinnesorganes für den süssen Geschmack, seine Unempfindlichkeit gegen bittere, sauere etc. Stoffe.

Eine derartige Eigenschaft, welche in der chemischen Zusammensetzung der Sinneszellen besteht, könnte sich natürlich unserer Erkenntnis leicht entziehen, solange diese nur auf mikroskopischer Betrachtung der histiologischen Verhältnisse basiert. Erst feinste mikrochemische Reaktionen könnten hier Aufschluss geben. Wegen der ungeheuren Schwierigkeiten, die solche Untersuchungen bieten würden, fehlt uns ein Thatsachenmaterial, welches einen Einblick in die Vorgänge des Schmeckens und Riechens geben könnte, noch gänzlich. Wir müssen uns daher mit dem Resultate begnügen, dass wir jedenfalls mit der Möglichkeit spezifisch für eine Reizart disponierender Eigenschaften der Sinnesorgane zu rechnen haben, auch wenn uns das Mikroskop solche nicht zeigt. In Würdigung dieser Thatsache darf aus dem Fehlen erkennbarer, spezifisch für eine Reizart disponierender Eigenschaften eines Sinnesorganes nicht ohne weiteres geschlossen werden, dieses Sinnesorgan sei kein spezifisches. Zeigt das Experiment (wie bei dem mehrfach erwähnten Beispiel der Seitenorgane der Fische und Amphibien) Unempfänglichkeit eines Sinnesorganes gegen eine oder mehrere Reizarten, die im allgemeinen als Zellenreize gelten dürfen, so ist

die spezifische Disposition dieses Sinnesorganes für eine bestimmte andere Reizart mit grosser Wahrscheinlichkeit erwiesen.

Dass es aber Gründe für die Annahme gibt, es existieren Sinnesorgane, die, ohne Universalsinnesorgane zu sein, doch nicht nur für eine einzige Reizqualität oder Modalität spezifisch disponiert und empfindlich sind, das hoffe ich im folgenden Abschnitt zu zeigen.

Das Wechselsinnesorgan

oder **gemischte Sinnesorgan** (Häckel.)

Als Wechselsinnesorgane bezeichne ich solche Apparate eines lebenden Wesens, vermittelst deren von dem Wesen mehrere Gattungen von Reizen normalerweise wahrgenommen werden, oder mit anderen Worten: Apparate, die mehreren Sinnen zugleich als Organ dienen.

Das Universalsinnesorgan stellt eigentlich nur eine Unterabteilung des Wechselsinnesorgans dar, indem es das Organ sämtlicher Sinne des Tieres ist, während neben einem Wechselsinnesorgane beim gleichen Tiere noch spezifische Sinnesorgane oder auch noch weitere Wechselsinnesorgane vorkommen können. Der Unterschied des Wechselsinnesorganes gegenüber den spezifischen Sinnesorganen ist der: das erstere hat die Fähigkeit, normalerweise mehrere der Reizarten gleichzeitig oder wechselsweise zur Wahrnehmung zu bringen, welche andernfalls durch mehrere verschiedene spezifische Sinnesorgane percipiert würden.

Seitdem ich vor zwei Jahren behauptet hatte, dass es solche Sinnesorgane gebe, und den Namen „Wechselsinnesorgane“ für dieselben vorgeschlagen hatte, ist, wie erklärlich, erst an wenigen Stellen von meiner Anschauung und meinem Vorschlage Notiz genommen worden. In Nro. 7 des VIII. Jahrganges der „naturwissenschaftlichen Rundschau“ (1893) kritisiert Rawitz meine Abhandlung über „die niederen Sinne der Insekten.“ Ich citiere aus genanntem Referate den hierher gehörigen Passus:

„In der Einleitung gibt er eine Definition dessen, was man unter einem Universalsinnesorgane, einem spezifischen Sinnesorgane und einem Wechselsinnesorgane zu verstehen hat. Diese Einleitung ist entschieden der schwächste Teil der Abhandlung und namentlich die Aufstellung eines „Wechselsinnesorganes“, d. h. eines Organes, das nicht auf eine einzige Reizart, sondern auf eine Gruppe von verschiedenen Reizformen abgestimmt ist, deren Verschiedenheiten genau erkannt werden sollen, scheint, dem Referenten wenigstens, völlig verfehlt. Was Verfasser Universalsinnesorgan nennt, fällt, soweit in der Abhandlung das klar hervortritt, unter den bekannten Begriff des Gemeingefühls. . . . .“

In dem gleichen Jahrgange genannter Zeitschrift, Nro. 35 referiert R. v. Hanstein über meine Arbeit „Versuche zur Sinnesphysiologie von *Beroë ovata* und *Carmarina hastata*“ in welcher ich ebenfalls von Wechselsinnesorganen gesprochen habe.

„ . . . . . Die Beobachtung, dass lauwarmes Wasser den Mundrand zu ähnlichen Bewegungen reizt, wie chemische Reizstoffe, und auch die übrige Körperwand ähnliches zeigt, veranlasst den Verfasser zu der Annahme, dass entweder chemische und thermische Sinnesorgane gleichmässig durch einander verteilt sind, oder aber, dass man es bei den Ctenophoren mit „Wechselsinnesorganen“

(vergl. Rundschau VIII. 91) zu thun habe. Unseres Erachtens läge es hier näher, sich daran zu erinnern, dass auch die viel weiter spezialisierten Nerven höherer Tiere auf Reize ganz verschiedener Art reagieren, dass z. B. der Gesichts- und Gehörnerv rein mechanische Reize ihrer spezifischen Qualität entsprechend zur Empfindung bringen, ohne dass man dabei an ein „Wechselsinnesorgan" zu denken braucht . . . ."

v. Hanstein hält also die von mir vertretene Auffassung jedenfalls für die nicht nächstliegende, Rawitz hält sie sogar für „völlig verfehlt." Sollte dieser Urteilsspruch auf Wahrheit beruhen, so habe ich wenigstens den einen Trost, meinen schweren Irrtum in Gemeinschaft mit Gelehrten begangen zu haben, deren Namen zu den besten in der Wissenschaft zählen. Denn Häckel, Hertwig, Wundt, Simroth u. A. haben in verschiedenen Schriften Äusserungen gethan, welche eine Anschauung zu erkennen geben, ganz ähnlich oder gleich der hier von mir zum ersten Male etwas breiter ausgeführten Hypothese.

Vielleicht war gerade der Umstand, dass ich es, wegen des Charakters meiner früheren Arbeit als einer vorläufigen Mitteilung, unterliess, mich auf sichere Autoritäten zu berufen, mit ein Grund für die geringe Anerkennung, welche meine sinnesphysiologische Anschauung, nach den bisherigen Referaten zu urteilen, gefunden hat. Ich glaube mit der Aufstellung des Begriffes des Wechselsinnesorganes nur einem in der Luft liegenden Begriffe Worte geliehen und das von zahlreichen Autoren gelegentlich Ausgesprochene in festere Form gefasst zu haben. Es wird ein solcher Begriff damit greifbarer, freilich zugleich auch angreifbarer.

Ich unterlasse es, hier alle diejenigen Autoren namhaft zu machen, welche, wenn sie in ihren Schriften auf Sinnesorgane, besonders der niederen Tiere zu reden komme, die Bemerkung machen: dieses oder jenes Sinnesorgan brauche nicht als Organ eines unserer fünf Sinne aufgefasst zu werden, sondern könne ein Organ eines uns unbekannten Sinnes oder auch das Organ verschiedener noch nicht von einander abgegliederter Empfindungen sein. Vielmehr beschränke ich mich darauf, mich auf diejenigen Forscher zu beziehen, bei welchen sich letzterwähnte Ansicht als ein Grundzug ihrer Anschauung darstellt Freilich beurteilen weder diese Forscher die Sinnesphysiologie niederer Tiere in übereinstimmender Weise, noch deckt sich meine Auffassung immer ganz mit der ihrigen, wie sich dies im folgenden ergeben wird.

Jourdan schreibt bei Besprechung des Schmeckvermögens der Coelenteraten: (153 a pg. 131) „Ich glaube sogar, dass es gar keine besonderen, im Dienste dieser Funktion stehenden Nervenendigungen gibt. Die mit starren Wimpern versehenen Stäbchenzellen, welche zum Tasten dienen, können recht gut auch zum Wahrnehmen chemischer Veränderungen dienen und als nervöse Endelemente angesehen werden, welche für das Gefühl und den Geschmack zugleich funktionieren."

pg. 144. „Mithin sind bei den Gliedertieren die Funktionen des Gefühls, Geschmacks und Geruchs sehr schwer von einander zu trennen und ein und dieselbe Nervenendigung scheint mehreren Sinneswahrnehmungen dienen zu können."

pg. 153. „Die Tentakeln, welche bei den Weichtieren den beschriebenen ähnliche Papillen besitzen, können möglicherweise Geschmacksorgane sein, aber diese eine Funktion würde andere nicht ausschliessen, die wie etwa das Gefühl neben dem Geschmack zugleich existieren können." . . . . „Eine Thatsache indessen, auf welche ich noch einmal die Aufmerksamkeit lenken möchte, können wir den obigen Zeilen entnehmen, nämlich die Unmöglichkeit, die Nervenendigungen für den Geschmack von denen für das Gefühl und den Geruch scharf zu sondern. Oft dient ein und dasselbe Sinnesepithel allen diesen drei Sinnen zugleich und es ist vergebliche Mühe hier unterscheiden zu

wollen. Es gewinnt den Anschein, als ob der Urgefühlssinn noch zwei andere Sinne mit umfasst habe: . . . ." u. s. w.

Nun Leydig:

(192 pg. 312). „Wir müssen demnach annehmen, dass so wenig wie physiologisch zwischen Tasten und Schmecken eine strenge Grenze sich hinzieht, auch morphologisch Tastborsten und Schmeckhaare nicht allerorts auseinander gehalten werden können: sie treten vielmehr dienstleistend für einander ein.

Kaum anders ist das Verhältnis von den Schmeck- zu den Riechorganen" u. s. w.

Diese Worte, einer der neuesten Abhandlungen dieses auf dem Gebiet der Sinnesorgane gewiss vielerfahrenen Forschers entnommen, dürfte als Citat aus seinen Schriften genügen.

In ähnlichem Sinne sprechen sich O. und R. Hertwig aus.

(136 pg. 138). „Indem wir die soeben in ihrer Verbreitung beschriebenen Sinneszellen vom anatomischen Gesichtspunkt aus als indifferente bezeichnen, sind wir zugleich der Ansicht, dass sie auch physiologisch diesen Namen verdienen, insofern sie Eindrücke unbestimmter und allgemeiner Natur dem Organismus übermitteln werden. Wir halten daher dieselben in morphologischer und physiologischer Beziehung für die primitivsten Sinneselemente und erblicken in ihnen die Grundlage, aus welcher sich die spezifischen Sinnesorgane allmälich hervorgebildet haben."

Diesen indifferenten Sinneszellen der Medusen werden spezifische Sinnesorgane (Tast-, Hör- und Sehorgane) entgegengestellt, welche ebenfalls vorkommen und als aus jenen entstanden angesehen werden.

Ranke (250) hat die „Übergangssinnesorgane" sogar zum Gegenstande einer eigenen Abhandlung gemacht. An verschiedenen Stellen spricht er sich im Sinne der bisher citierten Forscher aus; es würde zu weit führen, wenn ich seine diesbezügliche Worte hier alle wiederholen wollte. Nur einen Satz führe ich an:

pg. 143: „Wir werden daher wohl bei der Vergleichung der Sinnesorgane verschiedener Tiere auf Bildungen stossen müssen, welche erst den Anfang einer schärferen Differenzierung erkennen lassen, oder bei denen wir wenigstens den gemeinsamen Ausgangspunkt mit Organen einer anderen spezifischen Energie noch erkennen können."

Da die Arbeit von Ranke die einzige ist, welche sich mit der Modifikation des Empfindens und der Sinne bei niederen Tieren näher einlässt, komme ich auf dieselbe zurück. Die ebenfalls hierhergehörige Anschauung Simroth's bespreche ich im speziellen Teile.

Auch bei Eimer finden sich hierher gehörige Stellen, welche die Anerkennung von Wechselsinnesorganen enthalten. So schreibt Eimer in seiner „Entstehung der Arten" (Jena, G. Fischer 1888) (pg. 358): „Es ist . . . . so viel bestimmt zu sagen, dass bei vielen niederen vielzelligen Tieren einfache Oberhaut- oder doch Tastzellen zur Aufnahme verschiedener Reizqualitäten befähigt sein müssen, wie denn des weiteren Tast- und Schmeck- und Tast- und Riechzellen ineinander übergehen und wie Tastzellen teils zu Sehzellen, teils zu Hörzellen werden, während andererseits die sogenannten Endknospen, welche zumeist zum Schmecken dienen, zu Augen geworden sind, was z. B. B. Grenacher für die Arthropoden dargethan hat. Prachtvoll zeigt sich auch die Umbildung von Tast- oder Tast- und Schmeckorganen in Augen bei Egeln. Wir sind selbstverständlich bei niederen „stumpfsinnigen" Tieren nicht so leicht in der Lage zu entscheiden, ob und in wie weit sie für Schmeck- und Riechreiz empfänglich sind und noch weniger, ob sie beide von Tastreizen unterscheiden. Aber

so viel scheint mir eben nach vielfachen eigenen Untersuchungen und Beobachtungen unzweifelhaft, dass ursprünglich eine und dieselbe Zelle für verschiedene Sinnesreize empfänglich ist, wie z. B. thatsächlich manche augenlose Tiere, Insektenlarven und Würmer, offenbar durch ihre Oberhautzellen für das Licht empfindlich sind, und zwar scheint dasselbe wie ein schmerzhafter Tastreiz auf sie zu wirken."

pg. 359. „Am längsten werden offenbar Tast-, Riech- und Schmeckempfindungen durch dieselben Zellen zugleich vermittelt und desshalb sucht man vergebens bei vielen niederen Vielzelligen getrennte Organe für diese Qualitäten."

Auch die Worte eines Forschers, dessen Untersuchungen auf einem von denjenigen der bisher citierten Autoren wesentlich abweichenden Gebiete sich bewegen, habe ich hier anzuführen, nämlich Worte von Wundt, welche beweisen, dass auch ihm die von mir als Wechsel- und Universalsinnesorgane bezeichneten Begriffe für seine „Entwicklung der Sinnesfunktionen" (in: Grundzüge der physiologischen Psychologie 1) unentbehrlich sind. Wundt sagt u. A. (pg. 289) „Schon früher wurde bemerkt, dass bei jenen niedersten Wesen, deren Leibesmasse aus Protoplasma besteht, sichtlich diese kontraktile Substanz zugleich der Sitz der Empfindungen ist . . . . . Bei der Gleichartigkeit des Protoplasmas werden hier die Empfindungen als höchst gleichförmige vorauszusetzen sein, und wir werden annehmen dürfen, dass diejenigen äusseren Reize, welche die Bewegungen des Protoplasmas anregen, zugleich die Bedeutung von Sinnesreizen besitzen. Dies sind unter den normalen Lebensverhältnissen der Protozoen die Druck-, Temperatur- und Lichtreize. Die beiden ersteren können nicht nur auf die Tastoberfläche des Tieres, sondern auf dessen ganze Leibesmasse einwirken; die Tast- und Gemeinempfindungen scheinen also noch ungetrennt zu sein, während Druck und Temperatur bei der grossen Verschiedenheit der Bewegungen, die sie am Protoplasma verursachen, bereits zu disparaten Empfindungen Anlass geben dürften. Da die thermische Reizung sichtlich mit einer tiefer greifenden chemischen Veränderung der kontraktilen Substanz verbunden ist als die mechanische, so liegt es nahe in dieser doppelten Reizbarkeit des Protoplasmas die Grundlage zu vermuten, von welcher die Entwickelung der mechanischen und der chemischen Sinne ausgeht. Auch chemische und elektrische Reize wirken auf die Protoplasmabewegungen ein. Doch gehören dieselben jedenfalls nicht zu den gewöhnlichen Lebensreizen,[1]) und es ist zweifelhaft, ob sie andere als Druck- und Temperaturempfindungen veranlassen. Am ehesten könnte man annehmen, dass chemische Veränderungen der umgebenden Flüssigkeit, welche die Diffusionsbedingungen für die oberflächlichen Schichten der kontraktilen Substanz verändern, in eigentümlicher Weise empfunden werden, worin ein primitives Aquivalent für die späteren Geschmacks- und Geruchsempfindungen zu sehen wäre. Das Licht wirkt bei den niedersten Protozoen ebenfalls auf das ganze Tastorgan; doch lässt sich die Annahme nicht abweisen, dass die Pigmentflecken an der Körperoberfläche bei manchen Infusorien Vorrichtungen zum Behuf der Lichtabsorbtion darstellen, welche das umgebende Protoplasma für Licht empfindlicher machen und auf diese Weise als einfachste Sehorgane zu deuten sind."

pg. 292. „Wenn von den Wirbellosen bis herauf zu den Arthropoden und Mollusken bestimmte Organe, die der Geschmacks- und Geruchsempfindung dienen, nicht nachzuweisen sind, so dürfte der Grund eben darin liegen, dass gewisse empfindlichere Tastwerkzeuge zugleich durch Ge-

[1]) Dieser Satz Wundts kann offenbar neben den oben erwähnten Resultaten Pfeffers, Stahls u. A., welche ein hochgradig ausgebildetes Schmeckvermögen bei Protisten beweisen, nicht zu recht bestehen. Die chemischen Reize sind in ihrer vitalen Bedeutung den andern drei Reizarten (Druck, Temperatur, Licht) unbedingt gleichzusetzen.

ruchs- und Geschmackseindrücke in eigentümlicher Weise erregt werden." . . . „So deutet man denn in der That manche cilientragende Tastzellen der Wirbellosen oder gewisse vorzugsweise bei der Nahrungssuche beteiligte Tasthaare, wie sie bei den höheren Mollusken in der Nähe der Atmungsorgane, bei den Insekten an den Antennen vorkommen, als Geruchsorgane. Wo aber selbst der Beginn einer solchen Differenzierung noch nicht nachzuweisen ist, da dürften die mit hoher Tastempfindlichkeit begabten Fühlfäden der niederen Wirbellosen zugleich mehr als andere Stellen der Hautoberfläche chemischen Einwirkungen zugänglich sein und auf diese Weise als Riech- und Geschmacksorgane funktionieren."

Als letzten, aber nicht als den geringsten Zeugen führe ich Häckel an; und zwar findet sich die charakteristischste hierher gehörige Stelle in seiner Monographie der Geryoniden. Sie erschien mir so wichtig, dass ich sie an die Spitze meiner Abhandlung gestellt habe. Indem ich auf diese Stelle zurückweise, schliesse ich hier noch ein Citat aus einer populären Schrift (125) desselben Autors an, wo er sich in ähnlichem Sinne ausspricht.

(pg. 29). „Es ist daher wohl möglich, dass die sehr verbreiteten haartragenden Sinneszellen, die wir auf der Hautoberfläche niederer Tiere antreffen, zum grossen Teil nicht bloss einfache Tast- und Wärmeempfindungen, sondern auch Schallwahrnehmungen vermitteln, dass sie bereits Anhänge von Hörorganen sind." . . . . „Die grosse Schwierigkeit der wir schon hier begegnen, einfache Tastorgane von den ersten Anfängen wirklicher Hörorgane zu unterscheiden, ist von hohem Interesse. Denn es zeigt sich gerade hierin die nahe Verwandtschaft der verschiedenen Sinnesempfindungen, und es wird dadurch erklärlich, wie sich die höheren differenten Sinne ursprünglich aus dem niederen indifferenten Gefühl der äusseren Haut haben entwickeln können. Dieselbe Schwierigkeit tritt uns bei vergleichender Betrachtung der anderen Sinne entgegen und findet auch hier dieselbe stammesgeschichtliche Erklärung.

Namentlich mit Bezug auf die beiden chemischen Sinneswerkzeuge, Geschmacks- und Geruchsorgan, sind wir nicht im stande, bestimmte Angaben über ihre charakteristische Beschaffenheit und ihre Abgrenzung von indifferenten Tastorganen zu machen."

Mit vorstehenden Citaten glaube ich zur Genüge dargethan zu haben, dass der Begriff, den ich mit dem Namen „Wechselsinnesorgan" bezeichne, nicht aus der Luft gegriffen, sondern von zahlreichen Autoren bei ihren Untersuchungen über Sinneswerkzeuge niederer Tiere als zu recht bestehend angenommen ist, wenn er auch bis jetzt noch keine ausführliche und zureichende Begründung erfahren hat und namentlich eine zusammenhängende Behandlung des Gegenstandes gänzlich fehlt.

Ich habe oben zusammengestellt, was wir über die Sinnesäusserungen einzelliger Wesen wissen, und wir fanden dabei, dass dieselben auf mehrere von einander weit abweichende Reizarten so deutliche und charakteristische Reaktion zu erkennen geben, dass wir alles Recht haben, bei diesen Wesen von der Existenz mehrerer Sinne zu sprechen, freilich mit dem Vorbehalt, dass hier der Begriff „Sinn" vielleicht etwas anders zu fassen sei, als bei höheren Tieren. Bei vielen Protisten kann man durchaus keinem Teile des Zellteiles eine besondere Disposition für Reizaufnahme überhaupt zuschreiben, bei anderen Arten sind es die Fortsätze des Protoplasmakörpers, welche vermöge einer besonders geeigneten Struktur vorzugsweise der Perception von Sinnesreizen dienen. Ein Unterschied in der Empfindlichkeit gegen die einzelnen Reizarten ist nicht zu bemerken und auch höchst unwahrscheinlich; wir konnten daher, an den von Häckel gebrauchten Ausdruck uns anlehnend, das — durch die Körperoberfläche repräsentierte — Organ der sinnlichen Empfindungen mit gutem Grunde

als „Universalsinnesorgan" bezeichnen. Es ist bekannt, dass nach der Annahme zahlreicher Forscher die Pigmentflecken, welche manche Protisten besitzen, als Organ der Wahrnehmung von Licht- und Wärmewellen funktionieren sollen, eine Annahme, die wir als unbewiesen aber immerhin wahrscheinlich bezeichnen können. Damit wäre schon neben das Universalsinnesorgan eine Art von spezifischem Sinnesorgan getreten. Da indessen auch zahlreiche pigmentlose Protisten das Licht empfinden, kann sehr wohl auch bei jenen mit Pigmentfleck versehenen das übrige pigmentlose Protoplasma noch die Fähigkeit der Lichtempfindung haben, und jener Fleck würde dann nur ein Mittel zur Verfeinerung der Lichtempfindlichkeit darstellen.

Die Annahme von Universalsinnesorganen in der soeben kurz wiederholten Bedeutung bei einzelligen und nervenlosen mehrzelligen Tieren darf ich wohl als in der Sache selbst fast allgemein anerkannt voraussetzen und nur über die Art, wie man die Reaktionen dieser Art benennen soll, könnten Zweifel bestehen. Meine Meinung ist nun die: Es ist höchst unwahrscheinlich, ja kaum denkbar, dass phylogenetisch aus diesen universalen Sinnesorganen gleich das spezifisch differenzierte Sinnesorgan mit nur einer adäquaten Reizmodalität entstanden sein sollte. Es muss vielmehr eine Zwischenform geben, welche zwar die Fähigkeit, alle Reizarten zur richtigen Deutung zu bringen, eingebüsst hat, aber immer noch auf eine Mehrheit von Reizen abgestimmt ist. Diese Annahme scheint mir die notwendige Konsequenz der phylogenetischen Entwicklung der Organismen überhaupt zu sein. Es ist schon vielfach ausgesprochen worden, dass die spezifischen Sinnesorgane sich aus dem universalen Sinnesorgane der Protisten und demjenigen, welches im Ektoderm oder „Sinnesblatt" (Remak) der Gasträaden verkörpert ist, heraus entwickelt habe (Eimer, Häckel, Hertwig.) Wie indessen diese Entwicklung zu denken sei, welche Stufen sie durchlaufen habe — da sie doch nicht in einem einzigen Sprunge vom Universalsinnesorgan zum spezifischen Sinnesorgane geschehen sein kann — darüber finden sich bei allen den genannten Autoren mit Ausnahme Ranke's eigentlich nur kurze Andeutungen.

Ranke äussert sich, bei Gelegenheit der Besprechung des Hirudineenauges, wie folgt: Er erwähnt zunächst, dass die Augen des Blutegels vom Reize schmeckender Substanzen wie von Berührungen so gut wie die übrige Sinnesorgane am Mundrande getroffen werden müssen. (pg. 160.) „Müssen wir nun daraus schliessen, dass das Sehorgan des Egels nicht nur Gesichtsempfindungen zu vermitteln, sondern wenigstens gelegentlich auch noch zwei anderen von der ersteren und unter einander selbst verschiedenen spezifischen Energien zu dienen vermag? Ich glaube, dass eine andere Anschauung mehr Berechtigung besitzt."

Diese andere Anschauung gipfelt nun darin, dass Ranke annimmt, „dass die Gesichtsempfindung des Blutegels, seinen Lebensbedingungen angepasst, noch etwas von einer Tastempfindung und Geschmacksempfindung an sich trägt." Ranke hebt hervor, dass die verschiedenen Sinnesempfindungen auch beim Menschen noch zuweilen nahe Beziehungen aufweisen, und dass sie als aus gemeinsamer Grundlage, dem Gemeingefühl, hervorgegangen zu denken sind.

Ich kann die Gegenüberstellung dieser beiden Anschauungen und die Bevorzugung der letzteren vor der ersteren nicht zutreffend finden. Was soll damit gesagt sein: Die Gesichtsempfindungen des Egels haben etwas von der Tastempfindung an sich? Die absolute Qualität der Empfindungen dieser Tiere bleibt uns ja gänzlich verschlossen, wir können bestenfalls über die Beziehungen der verschiedenen psychischen Reaktionen zu einander einige Klarheit gewinnen; und da scheint mir nun doch die Hypothese nicht haltbar, dass die Empfindungen der einzelnen Sinne bei niederen Tieren

sich nur nach Gefühlen der Lust und Unlust unterscheiden lassen, wie Ranke an einer andern Stelle will. Ob ein Egel an seinem Munde von einem Geschmacksreiz, einer Berührung, oder einem Lichtstrahle getroffen wird, das, glaube ich, unterscheidet er mit Sicherheit. Mit der Scheidung in Lust- und Unlustgefühle kommen wir hier nicht zum Ziele. — Ich komme auf diesen Punkt nach Erörterung einiger nötiger Vorfragen unten zurück.

Mit wenigen Worten habe ich noch die Wahl meines Namens „Wechselsinnesorgan" zu begründen, namentlich die Bevorzugung dieses Namens gegenüber den von Ranke und Häckel gebrauchten Ausdrücken „Übergangssinnesorgan" bezw. „gemischtes Sinnesorgan."

Ranke giebt in seiner Abhandlung keine eigentliche Definition dessen, was er Übergangssinnesorgan nennt, ja er verwendet diese Namen sogar nur in der Überschrift seiner Arbeit, im Texte selbst nicht. Nun geht freilich seine Fassung des Begriffes aus seinen Worten, speziell auch den oben citierten, klar hervor; wenn aber auch die soeben berührte Differenz in der prinzipiellen Auffassung Ranke's und der meinigen nicht bestände, hätte ich doch aus einem anderen Grunde Bedenken, den von Ranke gewählten und sehr passenden Namen auch für meine Zwecke zu verwenden: desshalb nämlich, weil unter den von Ranke besprochenen zwei Beispielen das eine sicherlich, das andere vielleicht nicht unter den Begriff des „Wechselsinnesorganes" fällt. Bei dem Gehörorgan der Acridier halte ich durch seine Bauart einen Funktionswechsel, das Funktionieren als Organ mehrerer Sinne für ganz ausgeschlossen, halte es also für ein wohl entwickeltes spezifisches Sinnesorgan. Beim Egel ist es mir ebenfalls recht fraglich, ob seine Augen noch nebenbei Tast- und Geschmacksorgane sind. Aus diesem Grunde halte ich es für verwirrend und desshalb unzweckmässig, den von Ranke benützten Namen auf den Begriff, wie ich ihn fasse, zu übertragen.

Mit Häckel glaube ich bezüglich der Auffassung der Funktion niedrig entwickelter Sinnesorgane, soweit er sich in dieser Frage geäussert hat, übereinzustimmen. Häckel nennt „gemischte Sinnesorgane" solche, welche verschiedene Arten von Sinnesempfindungen, natürlich in unvollkommener Ausbildung, zu vermitteln vermögen. (126 pg. 118.) Der Begriff deckt sich somit mit demjenigen des Wechselsinnesorganes. Ich zog trotzdem den letzteren Namen vor, erstens weil er kürzer ist und dem „Universalsinnesorgan" besser entspricht, und zweitens, weil der Ausdruck „gemischtes Sinnesorgan" sprachlich und begrifflich etwas anfechtbar gefunden werden könnte.[1]) Auf einen weiteren Grund, der mich gerade die Bezeichnung Wechselsinnesorgan wählen liess, komme ich weiter unten zu sprechen.

Ich möchte wohl wissen, wie Rawitz, der meine Deduktion so scharf verurteilt, v. Hanstein und etwaige andere Gleichgesinnte, sich das spezifische Sinnesorgan entstanden denken. Irgend eine Entstehungsart muss man sich doch vorstellen.[2]) Sollten die ersten Sinnesorgane, die bei Meta-

---

[1]) Das Sinnesorgan ist ja jedenfalls nicht gemischt, sondern höchstens könnte das von den Empfindungen gesagt werden, die es vermittelt.

Häckel's Bezeichnung betrachtet mehr die Möglichkeit gleichzeitigen Zustandekommens verschiedenartiger Reizungen,meine mehr das abwechselselnde Funktionieren im Dienste bald dieses, bald jenes Sinnes.

[2]) Man scheint sich aber hierüber zuweilen überhaupt keine Gedanken zu machen. Die Sätze der menschlichen Physiologie werden ohne weiteres, nicht selten noch unrichtig gefasst, auf die niederen Tiere übertragen. Das Resultat kann kein gutes sein.

Wie sonderbar anthropomorphisierend sie handeln, dessen sind sich diejenigen Forscher wohl kaum bewusst

zoen auftraten, gleich spezifische gewesen sein? Sollte vom Universalsinnesorgane, falls dieses wenigstens anerkannt wird, ein Sprung direkt zu jenen gemacht sein, ohne dass sich Zwischenglieder einschoben?

Schon zu der Zeit, als Häckel zum ersten Male von „gemischten Sinnesorganen" sprach (1866), gab es keinen Grund, welcher die Annahme derartiger Zwischenformen, wie sie eben Häckel in den Sinnesorganen der *Geryoniden* fand, unmöglich oder auch nur unwahrscheinlich gemacht hätten, und auch jetzt ist es nicht anders. Häckel konnte freilich nur Vermutungen aufstellen, weil ihm kein experimentelles Beobachtungsmaterial zur Verfügung stand, auf das er sich hätte stützen können. Unter dem gleichen Übelstande leiden noch fast alle jene Abhandlungen, die ich oben als Zeugnis für die weitgehende Anerkennung, welcher sich der Begriff des Wechselsinnesorganes erfreut, angeführt habe. Zahlreiche Forscher haben uns schon seit lange mannigfache Kenntnisse in der Anatomie der Sinneswerkzeuge niederer Tiere verschafft; neue Methoden und neue Objekte haben gerade in den letzten Jahrzehnten in dieser Hinsicht bedeutend gefördert, und endlich beginnt auch die experimentelle Physiologie fruchtbringend und wirksam in die Fragen einzugreifen. Freilich zeigte sich hierbei zunächst eine sonderbare Erscheinung. Die Versuche, die z. B. über den Geruchssinn der Insekten angestellt worden sind, sind äusserst zahlreich, führten aber die verschiedenen Forscher zu ganz ungleichen Resultaten. Ebenso ging es auf Nachbargebieten. Die Versuche litten eben an dem Fehler, dass sie angestellt waren in der Absicht, die „fünf Sinne" des Menschen bei allen Tieren nachzuweisen. Jetzt erst beginnt man den Fehler, der hierin liegt, mehr und mehr einzusehen: man erkennt, dass die Versuchsergebnisse auf andere Verhältnisse bezüglich der Sinne niederer Tiere hindeuten, als man sie von der menschlichen Sinnesphysiologie her gewohnt ist. Die Versuchsergebnisse werden mit einem Male verständlicher, sowie man die Möglichkeit berücksichtigt, dass die Verteilung der Sinne auf die Sinnesorgane bei niederen Tieren eine andere sein könne als beim Menschen, dass ein Sinnesorgan mehrerlei Sinnen als Organ dienen könne. Es ist auffallend, dass diese Vorstellung, die so lange schon von morphologischer Seite vielfach vermutungsweise ausgesprochen war, bei so vielen Autoren, welche die experimentelle Sinnesphysiologie betrieben, unterdrückt blieb; und doch war sie es, die allein die Entscheidung bringen konnte.

Von den Forschern, die ich oben citierte, verfügt nur Jourdan schon über ein, freilich nur in der Litteratur gesammeltes Beobachtungsmaterial mit breiterer Grundlage, und gerade er tritt mit Entschiedenheit für das Vorkommen von wenig differenzierten Sinnesorganen hoch hinauf in der Reihe der wirbellosen Tiere ein.

Ich habe schon in einigen früheren Publikationen zu dieser Frage Beiträge gegeben, welche in vorliegender Abhandlung vermehrt werden sollen. Insbesondere meine Versuche an Actinien und an Beroë scheinen mir geeignet, das Vorkommen von Wechselsinnesorganen sehr wahrscheinlich zu

---

welche zwar zugeben, Tastsinn und Temperatursinn könnten in den Hautsinnesorganen niederer Tiere wohl vereinigt sein, dagegen für den chemischen und den Lichtsinn seien besondere spezifische Organe zu suchen. Wie kommt es, dass gerade Wechselsinnesorgane des mechanischen und thermischen Sinnes so vielfach angenommen werden? Etwa weil die Empfindung der Wärme und Kälte den Tasteindrücken verwandter wären, als den übrigen Sinneseindrücken (Geschmack)? Keineswegs, denn die einfache Selbstbeobachtung zeigt, dass dies nicht zutrifft. Wärmeempfindung ist von Berührungsempfindung nicht weniger verschieden, als von Geschmacksempfindung. Nein, einzig und allein die Übereinstimmung in der Lokalisation jener beiden Sinne beim Menschen ist es, welche diesen eigentümlichen Einfluss auf das Urteil so zahlreicher Forscher gehabt hat. Dass aber die Übertragung dieser gewissermassen zufälligen gleichen Verteilung von Tast- und Wärmeorganen beim Menschen auf die Tiere nicht genügend begründet ist, liegt auf der Hand.

machen, indem sie zeigten, dass bei jenen Tieren chemischer, thermischer und mechanischer Sinn an den gleichen Stellen des Körpers lokalisiert sind.

Man kann nun einwenden, diese und ähnliche Versuche beweisen indessen meine Behauptung nicht, da sie nur die Sinnesempfindlichkeit bestimmter Körperstellen für verschiedene Reizarten zeigen, nicht aber den Beweis liefern, dass nun auch wirklich eine und dieselbe Gattung von Sinneszellen hiebei in Thätigkeit trete. Es könnten ja auch in einem solchen Bezirke des Körpers verschiedenerlei Sinneszellen, mit getrennten spezifischen Energien versehen, durcheinander gemengt stehen. Sie könnten selbst für den durch's Mikroskop beobachtenden unter einander gleich erscheinen und doch innerlich, vielleicht in ihrer chemischen Struktur, verschieden sein.

Ist nun diese Annahme wahrscheinlicher, oder jene, nach welcher die Sinneszellen unter sich annähernd gleichartig und alle mit der Fähigkeit begabt sind, durch verschiedenerlei Arten von Reizen in bestimmte, normale Erregungszustände zu geraten?

Für die erstere Annahme kann, wie ich glaube, nur die Analogie der Sinneswerkzeuge höherer Tiere angeführt werden, bei welchen eine zweifellos spezifische Disposition sich ausgebildet hat und bei denen trotzdem oft mehrere Reizmodalitäten erregend wirken können, dabei freilich immer nur die eine, die spezifische Sinnesempfindung erzeugend. So könnte z. B. in den Tentakeln der Actinien eine spezifische Disposition der Sinneszellen für eine Reizart, etwa für Geschmacksreize vorgebildet sein, während die Berührung und die Wärme inadäquate Reizungen darstellten, und gewissermassen nur zufällig wirksam wären. Oder die einen Sinneszellen könnten Geschmacksorgane, die zweiten Temperatur-, die dritten Tastorgane sein.

Gegen diesen Analogieschluss von den höchsten auf die niederen Tiere lässt sich nun aber sogleich ein entgegengesetzter Analogieschluss stellen von den niedersten Wesen, den Protisten und nervenlosen Metazoen (vom Gasträadentypus) auf die zwar mit Nerven versehenen, aber noch immer niedrig stehenden Metazoen, wie etwa die als Beispiel angeführten Actinien. Wir sahen, dass schon einzellige Organismen, also Geschöpfe ohne besondere Sinnesorgane zu mancherlei Sinneswahrnehmungen, zum Teil sogar in sehr feiner und ausgebildeter Weise befähigt sind. So gut dem Protoplasma dieser Zellen universale Sinnesthätigkeit eigen ist, so gut, sollte ich meinen, kann dies auch noch bei Zellen der Fall sein, welche Glieder eines grösseren Verbandes geworden sind, ohne dabei den Connex mit der Aussenwelt aufzugeben. Solche Zellen sind die Sinneszellen, besonders die in der Haut, unmittelbar an der Oberfläche gelegenen. — Also ein Analogieschluss gegen den anderen!

Doch es giebt bessere Gründe für die Annahme von Universal- und Wechselsinnesorganen. Wenn man, wie von Hanstein bezüglich meiner Versuche an Beroë, annimmt, die Reizbarkeit z. B. des Eimerschen Sinnesorganes am Mundrande von Beroë durch mechanische, thermische und chemische Einflüsse sei der Thatsache parallel zu setzen, dass auch das menschliche Auge auf Druck und Elektrisierung mit Empfindung reagiert, so wird dabei offenbar vorausgesetzt, eine der verwendeten Reizarten (oder eine andere, unbekannte) sei der eigentliche, adäquate Reiz für jenes Organ, die übrigen wirksam befundenen Reizarten dagegen erregen in abnormer Weise die Sinneszellen oder die Nerven selbst. Es wird in solchen Fällen mit Vorliebe darauf hingewiesen, dass chemische Agentien, z. B. Ammoniakdämpfe, die Conjunctiva des menschlichen Auges zu reizen vermögen, ohne dass diese ein für chemische Sinnesthätigkeit bestimmtes Sinnesorgan darstellen. Man denkt dann daran, die reizenden Flüssigkeiten oder Dämpfe könnten zwischen die Epithelzellen eindringen, diese selbst vielleicht schädigen, und zu den Nervenfasern oder deren Endorganen dringen und sie in einer Weise reizen, die weder für die Nerven noch für die Endapparate als normal bezeichnet werden könne.

Ich gebe zu, dass dieser Vorgang nicht selten bei Reizversuchen an Sinnesorganen vorkommt und zuweilen Täuschungen bewirkt. Diese Versuche müssen eben mit der nötigen Kritik ausgeführt und beobachtet werden. So habe ich z. B. es niemals als ein Zeichen von Schmeckvermögen der Haut von Beroë angesehen, dass sie gegen verdünnte Salzsäure und concentrierte Pikrinsäure empfindlich ist. Für wichtig und bemerkenswert halte ich es dagegen, wenn Chinin, Strychnin, Vanillin und andere für die Epithelgewebe unschädliche Stoffe erregend wirken, noch dazu in so hochgradiger Verdünnung, wie ich es z. B. beim Vanillin bemerkte. Um durch derartige Stoffe erregt zu werden, dazu gehört eben schon eine besondere Empfänglichkeit für chemische Reize. Bemerkenswert scheint mir aber vor allem folgendes. Sollten diese genannten Substanzen doch etwa die Fähigkeit haben, in abnormer Weise die Nervenstämme oder die Tastorgane (im engeren Sinne) zu erregen, so wäre es sehr wunderbar, dass sie dies bei einer Tiergattung thun, bei ähnlich organisierten anderen Familien dagegen nicht. Beruhte z. B. die Reaktion der Beroë auf Vanillin, Chinin u. s. f. auf abnormer Reizung von Tastorganen oder Nerven, so wäre es gar nicht zu verstehen, dass diese Mittel, die also sehr eingreifend wirken müssten, an der Medusenhaut (z. B. bei Carmarina hastata) und an der Haut der Actinien so ganz wirkungslos, wie Wasser, abfliessen, und bei Carmarina nur die Randfäden, bei Actinien nur die Tentakel reizen. Gerade auch die Thatsache, dass Geschmack, Wärme und Berührung die Tentakel der Actinien und das Eimersche Organ bei Beroë reizen, an den Randfäden (Tentakeln) der äusserst sensiblen Carmarina dagegen die Empfindlichkeit nur für chemische Reize ausgebildet ist, für thermische Reize mässigen Grades dagegen fehlt, spricht in meinen Augen ganz entschieden für die Existenz eines deutlich ausgebildeten, nicht zwecklosen und nicht zufälligen Schmeckvermögens und Temperatursinnes in jenen ersten Fällen. Bei Carmarina haben sich die Randfäden mehr spezialisiert, indem sie nur auf chemische Reize und auf Erschütterung, nicht aber auf Wärme und Berührung reagieren.

Ähnliche Beispiele giebt es in Menge. Die Haut mancher Meeresschnecken *(Aplysia, Pleurobranchus)* ist sehr empfindlich für chemische und andere Reize. Dass dies aber nicht eine zufällige und zwecklose Eigenschaft der Schneckenhaut überhaupt ist, scheint mir daraus hervorzugehen, dass sie bei den von mir geprüften Süsswasserschnecken fehlt oder wenigstens höchst gering entwickelt ist. Man könnte ja denken, die weiche schleimige Schneckenhaut sei für chemische Reize überhaupt sehr durchlässig. Dass dies nicht der Fall ist, zeigen Limnaeus, Planorbis und einige andere Schnecken, indem sie eine gegen ziemlich starke chemische Reize unempfindliche Haut besitzen. Wirklich widerstandsfähiger und fester ist ihre Haut dabei keineswegs als die der Meeresschnecken, sondern der Unterschied muss wohl in der Empfindlichkeit der Sinneszellen liegen.

Einige Fälle giebt es, wo man in der That sehr zweifelhaft sein kann, ob man hier ein für mehrere Reizarten abgestimmtes Wechselsinnesorgan oder ein spezifisches Sinnesorgan vor sich hat, für welches zufällig ein auffallend stark wirksamer inadäquater Reiz gefunden worden ist. Zu diesen zweifelhalten Fällen zähle ich die von mir an der Haut von Haifischen beobachtete Erscheinung hochgradiger Empfindlichkeit für gewisse schwache chemische Reize bei Unwirksamkeit anderer, aber ebenfalls chemischer Reize, worauf ich unten näher einzugehen haben werde.

Als gute Beispiele für Wechselsinnesorgane betrachte ich die Hautsinneswerkzeuge vieler Würmer, z. B. der Blutegel und Regenwürmer. Die Hautsinneszellen sind hier, wenigstens teilweise, zu Knospen zusammengeordnet. Diese Knospen sind jedoch nicht, wie zuweilen angenommen wird, spezifische Geschmacksorgane, sondern sie besorgen zugleich die Funktionen des nachweisbar vorhandenen Tast- und Temperatursinnes. Die Lichtempfindung, die beim Regenwurm noch an die

indifferenten Hautsinneszellen geknüpft erscheint, hat beim Egel besondere Organe, Augen, erhalten, womit nicht ausgeschlossen ist, dass auch noch die Knospen der Egelhaut Licht wahrzunehmen vermögen, die Augen also nur Stellen gesteigerter Lichtempfindlichkeit sind. Weniger leicht zu durchschauen sind die Verhältnisse bei den höchsten Vertretern der wirbellosen Tiere, den Arthropoden, speziell den Insekten. Anstatt der monotonen Gleichförmigkeit der Hautsinnesorgane der Coelenteraten, Würmer und Schnecken treffen wir hier ausserordentlich mannigfaltige Formen an, und zwar oft mehrere verschiedene Formen bei einem und demselben Tiere, z. B. an den Fühlern. Wenn nun die Fühler als Organe mehrerer Sinne sich herausstellen, ist damit noch keineswegs gesagt, dass die einzelnen auf ihnen sich findenden Endapparate Wechselsinnesorgane sein müssten; sie könnten eben so gut spezifische Sinnesorgane mit konstanter Funktion sein, welche sich in die verschiedenen Sinneswahrnehmungen teilen. Durch Vergleichung einer grossen Zahl von Insektensinnesorganen und genaue Berücksichtigung der Verhältnisse bin ich aber doch dahin gekommen, die schon von anderen Autoren vermutete Fähigkeit des Funktionswechsels auch bei Insekten, überhaupt Arthropoden, anzunehmen. Doch kommen hier zweifellos selbst unter den Hautsinnesorganen schon spezifische Anpassungen vor, zum Teil in einer ausserordentlich hübschen und durchsichtigen Weise. Dies gilt z. B. von den gefiederten und ruderförmig verbreiterten Haaren mancher Wasserinsekten und Krebse, welche in eklatanter Weise die Bestimmung zur Wahrnehmung des Wasserwiderstandes haben. Andere Sinnesorgane bei Insekten und Krebsen haben neben deutlicher Anpassung an eine bestimmte Funktion offenbar noch eine zweite untergeordnete, aber doch wohl unentbehrliche Funktion, der sie dienen können. Die Geschmacksorgane der Insekten können z. B. durch Funktionswechsel als Tastorgane funktionieren, die Geruchsorgane als Temperaturorgane, die Tastorgane als Hörorgane. Indem, wie erwähnt, bei den Insekten oft kleine, scheinbar geringfügige Modifikationen an den Hautsinnesorganen eine Tendenz zur Anpassung an eine bestimmte Funktion, zur Spezialisierung verraten, bieten gerade sie Gelegenheit zu einer besonders interessanten und wichtigen Beobachtung. Ich habe die Thatsache, auf die ich mich hier beziehe, früher schon als „phylogenetischen Funktionswechsel“[1]) dem in jedem Augenblicke möglichen Funktionswechsel beim Individuum gegenübergestellt (vergl. 216 pg. 14.) Ich führe einige diesbezügliche Sätze meiner früheren Abhandlung hier an: „Mit der Fähigkeit der Hautsinnesorgane der Insekten, die Funktion wechseln zu können, hängt eine weitere bedeutungsvolle Eigenschaft des Systems der Sinnesorgane bei denselben zusammen. Wenn ein Sinnesorgan bei einer Insektenspezies bald zum Riechen, bald zum Tasten dienen kann, ist es leicht verständlich, wenn bei zwei anderen Arten, welche sich phylogenetisch von jener ableiten, eine Teilung in der Weise stattfand, dass das Organ bei der einen Art nur noch riechen, bei der anderen nur noch tasten kann. Aus den dünnwandigen Haargebilden der Insektenfühler, welche allgemein als Riechorgane gelten, kann durch eine sehr geringe Modifikation im Bau, nämlich durch Verdickung der Chitinmembran, ein Organ werden, das zwar wohl noch tasten, nicht aber riechen kann. Auf der anderen Seite wird dadurch, dass das Sinneshaar in eine Grube versenkt wird, seine Dünnwandigkeit aber beibehält, ein Organ geschaffen, welches noch zu riechen im stande ist, aber nicht zum Tasten verwendet werden kann.

---

[1]) Die Aufstellung dieses Begriffes war mit ein Grund für mich, die Bezeichnung „Wechselsinnesorgan“ dem von Häckel gelegentlich benützten Namen „gemischtes Sinnesorgan“ vorzuziehen, indem ich Gewicht darauf lege, dass die Funktion nicht nur beim Individuum „wechselt“, sondern dass sie auch in der Phylogenese „wechselt.“ Der Ausdruck „gemischt“ würde hier nicht passen.

Und dieser (phylogenetische) Funktionswechsel vollzieht sich offenbar nicht etwa im Verlaufe einer langen Entwicklungsreihe, wo es ganz erklärlich wäre, wenn eine Umgestaltung des Nervensystems parallel mit derjenigen der Form der Sinnesorgane vor sich gienge, sondern bei der Umbildung verhältnismässig sich nahe stehender Arten. Ja auch innerhalb der Art ist die Funktion noch keine feste. An Stellen, wo regelmässigerweise ein Riechhaar stehen sollte, kann bei einem einzelnen Individuum durch eine Art zufälliger Rückschlagsbildung ein Fühlhaar treten; die beiden Arten der Sinneshaare können sich also als Endapparate eines Nervenstammes vertreten, was sicher nicht möglich wäre, wenn der zu dem Sinnesorgane gehörige Nerv und Zentralapparat phylogenetisch Anpassung an nur eine Reizart gewonnen hätte.

Das Auge ist für den Maulwurf fast wertlos, aber es wandelt sich nicht in ein feines Tastorgan um, sondern es wird nur schwach entwickelt. Die Differenzierung und Anpassung ist schon zu weit vorgeschritten, als dass eine Funktionsänderung noch möglich wäre. Teilweise aus demselben Grunde wandelte sich das Riechorgan der Cetaceen bei deren Anpassung an's Wasserleben nicht in ein Schmeckorgan um, welches im Wasser funktionieren kann. Das gerade Gegenteil dieser Fälle zeigen die Hautsinnesorgane der Insekten, bei welchen phylogenetischer Funktionswechsel innerhalb weiter Grenzen möglich ist, weil Funktionswechsel beim Individuum noch vorkommt und die Regel ist. Ja sogar aus dem Gebiete der höheren Sinnesorgane lassen sich Beispiele hier anführen; so beschreibt G. Joseph die Umbildung des Auges eines Höhlenwasserkäfers in ein Tasthaar."

Seitdem ich die vorstehenden Sätze schrieb, habe ich den phylogenetischen Funktionswechsel bei Insektensinnesorganen noch viele Male bestätigt gefunden: Bei genauerem Studium der Sinneswerkzeuge besonders an den Mundteilen der Insekten erkennt man bald bestimmte Stellen, die bei allen Familien in mehr oder weniger ausgeprägtem Masse Sitz einer Gruppe von Nervenendigungen sind. Unschwer ist zu bemerken, dass diese Sinnesorgangruppen je einander homolog sind. Gleichwohl findet man sie bei einem Insekt aus Fühlhaaren, bei anderen aus Grubenkegeln bestehend, und man ist aus dem Bau der einzelnen Organe auf Verschiedenheit der Funktion zu schliessen berechtigt. Auch das Experiment hilft mit, und zeigt, dass in einem Falle Riechorgane oder Schmeckorgane stehen, wo ein anderes Insekt Tastorgane trägt u. s. w.

Wenn wir diese Beobachtungen mit der Thatsache zusammenhalten, dass in einzelnen Fällen das Experiment auch noch an Insekten Wechsel der Funktion bei den Sinnesorganen des Individuums erkennen lässt, oder zum mindesten wahrscheinlich macht, so wird die Vermutung nicht unbegründet erscheinen, dass bei Insekten die Sinnesapparate noch keineswegs die Spezialisierung gewonnen haben, wie diejenigen der höheren Wirbeltiere. Es sind ja, wie gesagt, Sinnesorgane, sogar die Hautsinnesorgane der Insekten, vielfach spezifische zu nennen, aber der Gleichgewichtszustand, den sie damit erreicht haben, ist nur ein labiler; sie sind zwar beim Individuum oft nicht mehr eigentliche Wechselsinnesorgane zu nennen, wohl aber verdienen sie diesen Namen, wenn man die Phylogenie und die Artbildung bei den Insekten ins Auge fasst. Zu den entscheidensten Thatsachen gehört für mich die, dass selbst innerhalb der wohlcharakterisierten Art noch Funktionswechsel möglich ist, wofür ich früher schon Beispiele angeführt habe, auf welche ich hier zurückverweisen kann (216 pg. 28 f.): Riech- und Tasthaare, andererseits Schmeck- und Tasthaare können sich als Endapparate eines und desselben Nerven bei den verschiedenen Individuen einer Art vertreten und liefern damit den Beweis, dass der gesamte Nervenapparat, der zu einem solchen Endorgane gehört, sich noch nicht auf eine der genannten Funktionen ausschliesslich spezialisiert hat.

In den bisherigen Betrachtungen über Universal- und Wechselsinnesorgan habe ich mit Absicht eine Seite der Frage möglichst unberührt gelassen, welche indessen nicht unberücksichtigt bleiben darf, die Frage danach, was für eine Vorstellung wir uns über die Natur der durch jene Sinnesorgane vermittelten Empfindungen machen können. Natürlich müssen wir von vorneherein darauf verzichten, über die absolute Qualität der Sinnesempfindungen der niederen Tiere etwas zu erfahren; nicht so ganz aussichtslos sind Betrachtungen über die Beziehungen der verschiedenen Sinnesempfindungen unter einander, über die relative Empfindungsqualität. Gerade auf diese bezieht sich nun auch die Frage, die sich als Consequenz der Annahme von Wechselsinnesorganen erhebt. Mit der Thatsache, dass ein Sinnesapparat verschiedenen Sinnen, etwa Tast-, Temperatur- und Geschmackssinn wechselsweise oder gleichzeitig dient, ist, meiner Auffassung nach, noch nicht gesagt, dass dieses Sinnesorgan auch dreierlei Kategorien von Empfindungen vermitteln müsse. Diese Auffassung des Begriffes „Sinn“ weicht von der allgemein üblichen etwas ab, und ich hatte sie daher oben des näheren zu begründen. Wenn ich eben sagte, es sei möglich, Wechselsinnesorgane anzunehmen, welche die verschiedenen durch sie vermittelten Eindrücke nicht als lauter verschiedene Empfindungen ins Bewusstsein bringen, so soll auf der anderen Seite damit nicht gesagt sein, dass alle Wechselsinnesorgane diese Eigenschaft haben müssen. Im Gegenteil, ich glaube, wir können die Hypothese nicht umgehen, dass es Sinnesorgane giebt, welche im stande sind, zwei oder mehrere Arten von Empfindungen durch ein einziges reizaufnehmendes und reizleitendes Element zu vermitteln. Solche Sinneswerkzeuge teilen dem Zentralorgan demnach nicht nur mit, dass sie überhaupt gereizt worden sind, sondern sie teilen auch die Art des Reizes jenem mit, können also die Reize in zwei oder mehr Klassen unterscheiden.

Wäre dies nicht der Fall, so würden Tiere mit Wechselsinnesorganen mannigfachen Sinnestäuschungen unterworfen sein, wie das folgende Beispiel zeigt: Die meisten Insekten besitzen am Gaumen (d. h. dem Dache der Mundhöhle) eine mehr oder weniger grosse Zahl von Geschmacksorganen, bestehend aus sogenannten Grubenkegeln. Dadurch, dass diese mit einer zarten Chitinhülle bekleideten Nervenendapparate in Gruben eingesenkt stehen, sind sie gegen gröbere mechanische Beeinflussungen und Schädigungen gut geschützt. Da sie indessen nicht ganz eingesenkt liegen, sondern mit der Spitze stets ein wenig hervor und in die Mundhöhle hineinragen, sind sie nicht vor jeder Berührung geschützt: Vielmehr müssen sie mit den im Munde befindlichen Bissen, deren Geschmacksstoffe sie zu erregen mögen, andauernd und häufig in Contact kommen. Gäbe es nun spezifische Sinnesorgane, welche, von mechanischem Reize getroffen, gar nicht mit Empfindung reagierten, und wären die genannten Endorgane derartige Apparate, so wäre die Sache freilich einfach. Der mechanische Reiz, wie alle anderen inadäquaten Reize, würden einfach wirkungslos abprallen, das Endorgan könnte gedrückt und gezerrt werden, so viel man wollte, es würde keine Empfindung in's Bewusstsein bringen. Sinnestäuschungen würden dann nicht vorkommen, und nur, wenn der adäquate (Geschmacks-) Reiz zugegen wäre, würde das Sinnesorgan in Funktion treten. Diese Annahme ist aber, ganz besonders wenn es sich um den mechanischen Reiz handelt, zwar nicht undenkbar, aber unserem Verständnisse so fern, dass sie nicht ohne zwingenden Grund gemacht werden sollte. Ein solcher liegt nun, vor allem im Reiche der niederen Tiere, nicht vor. Selbst für das menschliche Geruchs- und Geschmacksorgan ist in dieser Hinsicht nichts bekannt; wir wissen nicht, ob mechanische Einflüsse, welche diese Sinneswerkzeuge treffen, sie ganz unerregt lassen, oder in richtiger Weise, d. h. als Tastempfindungen zum Bewusstsein kommen. Natürlich ist es schwer, die Erregung anderer Nervenfasern, den sensiblen Trigeminusästen angehörig, auszuschliessen, und es muss sehr schwierig

oder unmöglich sein, den Nachweis zu führen, dass mechanische Einflüsse durch Vermittelung des Riech- und Schmeckorgans Tastempfindungen auslösen können. Jedenfalls aber ist der Gegenbeweis nicht erbracht. Selbst wenn es jedoch für den menschlichen Organismus nachgewiesen wäre, dass die Geschmacksnerven dem Tastsinne nicht dienen können, dürfte diese Anschauung noch nicht auf die niederen Tiere übertragen werden. Wir haben uns zu erinnern, dass es selbst bei der einzelnen Zelle, bei Protisten, nicht nur die einfache Fähigkeit giebt, Reize zu empfinden, sondern schon diese elementaren Organismen vermögen gewisse Reize zu unterscheiden, und in mindestens zwei Kategorien zu teilen. Warum sollte die Sinneszelle eines noch niedrig stehenden Wirbellosen diese Fähigkeit verloren haben? — Dies ist freilich keine logisch strenge Beweisführung. Es kommt mir hier aber auch zunächst nicht darauf an, den exakten Beweis dafür zu liefern, dass es Wechselsinnesorgane giebt. Ich stelle diesen Begriff vielmehr als ein aus allgemeinen Grundsätzen der Entwicklungslehre sich ergebendes Postulat hin, und habe nur nachzuweisen, dass seine Aufstellung nicht mit den feststehenden Lehren der allgemeinen Sinnesphysiologie in Widerspruch steht.

Kehren wir zurück zu dem angeführten Beispiel eines Wechselsinnesorganes, dem Gaumenorgane der Insekten.

Für die erste mögliche Annahme, dass der inadäquate mechanische Reiz gar keine Empfindung wachruft, fehlte, wie gesagt, jeder thatsächliche Anhalt. Eine zweite Möglichkeit wäre noch die, dass derselbe zwar eine Empfindung erzeugt, indessen diejenige spezifische Empfindung, welche sonst der adäquate Reiz, hier also ein Geschmacksreiz, bewirkt. Die Unhaltbarkeit dieser Annahme beweist indessen sofort die Beobachtung und der Versuch an lebenden Tieren: Wäre es so, wie ich eben voraussetzte, so fehlte dem Tiere die Möglichkeit, zu erkennen, ob der im Munde befindliche Bissen Geschmack habe oder nicht; dies ist jedoch nicht der Fall: Insekten erkennen es deutlich, wenn man ihnen geschmacklose Stoffe als Nahrung unterzuschieben sucht, wie ich es für Wasserkäfer nachgewiesen habe.

Als die wahrscheinlichste Annahme bleibt darum die dritte, dass der mechanische Reiz für diese Geschmacksorgane eben gar kein inadäquater ist, sondern dass dieselben zwei oder mehrere adäquate Reize haben, welche sie in richtiger Weise zur Empfindung und Wahrnehmung bringen. Diese Hypothese, hier für bestimmte Insektensinnesorgane aufgestellt, darf nur mit Vorsicht verallgemeinert werden. Z. B., betrachten wir im Gegensatz zum Insektenschmeckorgan dasjenige des Menschen, so finden wir in den *Papillae vallatae* die Geschmackszellen schon mehr vor Berührung mit mechanischen Reizen geschützt, als dort die Geschmackskegel am Gaumen der Insekten, und so wäre es eher erklärlich, wenn sie, durch irgend welchen Zufall einmal mechanisch gereizt, mit Geschmacksempfindung antworteten, auf welche sie allein eingeübt sind. Anders aber ist es mit den Geschmacksnervenendigungen auf den vorderen Teilen der Zunge; dass diese nicht auf Berührung mit Geschmacksempfindung reagieren, davon kann man sich jeden Augenblick überzeugen. Ob sie aber an dem Zustandekommen der Berührungsempfindung beteiligt sind, muss noch dahin gestellt bleiben.

Auch auf die niederen Wirbellosen möchte ich die obenstehenden Deduktionen nicht ohne weiteres übertragen. Ich glaube vielmehr, dass hier noch primitivere Verhältnisse obwalten, als bei den Insektensinnesorganen. Mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit dürfen wir voraussetzen, dass, wie die Sinnesapparate beim Absteigen in der Tierreihe immer einfacher gefunden werden, so auch die durch dieselben vermittelten Empfindungen weniger differenziert sind. Dieser Gedanke ist es, auf den Ranke in seinen „Beiträgen zu der Lehre von den Übergangssinnesorganen" hinauskommt, wie ich schon oben zu erwähnen Gelegenheit hatte. Ranke sieht eine Haupteigenschaft des Systems der

Sinnesorgane niederer Tiere darin, dass die verschiedenen Empfindungsqualitäten mehr in eins verschmelzen. Sie sollen aus einem gemeinsamen Ursprunge hervorgehen, dem sogenannten Gemeingefühl. Dieses Wort wird in solchen Fällen mit Vorliebe verwendet, was es aber eigentlich bedeutet, weiss niemand recht, auch wird es in verschiedener Bedeutung gefasst. Wenn es den Punkt bezeichnen soll, wo alle Empfindungsqualitäten in einander fliessen, so glaube ich, dürfen wir ihm die Existenzberechtigung ruhig absprechen. Denn wo sich Empfindung findet, oder sagen wir besser: wo sich Äusserungen von Empfindlichkeit finden, da begegnen wir auch immer schon der Fähigkeit, auf verschiedene Reize in verschiedener Weise zu reagieren, woraus wir folgerichtig schliessen, dass auch schon in verschiedener Weise empfunden wird. In soweit stimme ich Ranke und den sonstigen Vertretern seiner Anschauung zu, als ich ebenfalls glaube, dass bei niederen Tieren die Zahl der unterscheidbaren Modalitäten und Qualitäten geringer ist, als beim Menschen, und dass auch vielleicht, wenn ich so sagen darf, die Verschiedenheit der einzelnen Modalitäten geringer ist.[1]) Dagegen bestreite ich, dass die Empfindung, welche das Acridierohr vermittelt, von dem Tiere nicht unbedingt von Tasteindrücken unterschieden werden könne, und ebenso, dass Geschmacksreize und Lichteindrücke, auf's Auge des Egels wirkend, die gleiche oder „eine ähnliche" Empfindung erzeugen. Abgesehen davon, dass hierdurch auffallende Sinnestäuschungen eintreten müssten, welche wir in Wirklichkeit nicht beobachten, sehe ich auch keinen Grund, die Fähigkeit verschiedener Empfindungen bei jenen Tieren zu läugnen. Wir haben keine Zeichen für diesen höchsten Grad der Vereinfachung der Sinnesthätigkeit, ja nicht einmal Zeichen für überhaupt irgendwelche Vereinfachung der Sinnesempfindung. Keine Beobachtung wüsste ich zu nennen, die in diesem Sinne zu deuten wäre. Gleichwohl wird ja allgemein, und auch von mir, angenommen, dass die Sinnesthätigkeiten der niederen Tiere innerhalb engerer Grenzen sich abspielen. Die Gründe hiefür liegen indessen auf morphologischem Gebiete und haben somit nicht den vollen Wert, wie wenn Versuche in dieser Hinsicht Anhaltspunkte gäben. Die Gleichartigkeit der Sinnesorgane in der Haut einer Actinie, einer Rippenqualle oder auch noch eines Amphioxus und Regenwurms legen den Gedanken nahe, dass in der Sinnesempfindung dieser Tiere eine ähnliche Monotonie herrsche, wie im Bau ihrer Sinnesapparate. Von der üblichen Auffassung, speziell derjenigen Ranke's, weiche ich nun aber in sofern ab, als ich doch nicht glauben kann, dass die anatomische Gestaltentwicklung und die Differenzierung der Funktionen der Sinnesorgane parallel neben einander herlaufen und gleichen Schritt halten. Viel wahrscheinlicher ist es mir, dass die Differenzierung der Funktion früher beginnt und sie erst die Form und die äusseren Eigenschaften der Organe bedingt. Dieser Gedanke ist bekanntlich von Eimer als biologisches Grundgesetz zuerst in feste Form gefasst. Der allgemein giltige Satz Eimer's,[2]) dass „die Thätigkeit, die Funktion die organische oder physiologische Ausbildung erst

---

[1]) Eine Erscheinung, die eine solche Verminderung der Verschiedenheit zweier Empfindungsarten unserem Begreifen näher rückt, kann man in der Farbenblindheit geringeren Grades erkennen. Der in mässigem Grade Rotgrünblinde kann Rot und Grün oft mit Sicherheit unterscheiden, die beiden Farben erscheinen ihm aber weit „weniger verschieden," als Blau und Gelb, oder Blau und Rot. Ich spreche aus eigener Erfahrung, und höre von Nichtfarbenblinden sagen, dass ihnen der Unterschied zwischen Rot und Grün nicht geringer erscheine, als zwischen Blau und Gelb. Dass es eine Nuance des Grünen giebt, die dem Roten oder Braunen „zum Verwechseln ähnlich" ist, wie es Farbenblinde wohl angeben, ist dem Normalempfindenden durchaus unbegreiflich. Ähnlich wie zwischen farbenblindem und normalem Auge mag nun auch das Verhältnis zwischen dem Sinnesorgane eines niedriger und eines höher organisierten Tieres sein. Die Farbenblindheit zeigt uns, dass eine solche Vereinfachung des Empfindungskreises selbst beim Menschen vorkommt. Wie viel mehr mag sie im Tierreiche vorkommen.

[2]) Th. Eimer, die Entstehung der Arten. Jena. G. Fischer 1888.

hervorruft," ist auf die Sinnesentwicklung ohne weiteres anzuwenden. Die Veränderlichkeit oder wenn man will, der Veränderungstrieb der Organismen wie ihrer einzelnen Organe und Organsysteme bedarf erst eines äusseren Anstosses, der die Richtung und Abänderung vorzeichnet. Für den Sinnesapparat geben diesen Anstoss die äusseren Reize, deren Art und Zahl wieder durch die Lebensverhältnisse des Tieres bestimmt ist. Für das Gedeihen und Bestehen des Organismus wie des einzelnen Organes ist Thätigkeit ein unbedingtes Erfordernis, und diese setzt ihrerseits vorhergegangene Reizung voraus. Ohne Reiz kann das Leben auf die Dauer nicht bestehen, und Sinnesorgane, welche von keinen Reizen getroffen werden, verschwinden. Solche dagegen, welche genügend stark in Anspruch genommen werden, erhalten sich, werden besser ernährt, und nehmen damit an Erregbarkeit und Energie der Thätigkeit zu. Dasselbe gilt aber auch für die einzelnen Funktionen eines Organes; wenn ein solches deren mehrere in der Anlage besitzt, andauernd aber nur eine oder zwei dieser Funktionen in Anspruch genommen werden, verschwindet allmählich ganz oder fast ganz die Fähigkeit noch andere Funktionen ausser jenen auszuüben. Jene aber werden vorzüglich ausgebildet. So werden aus der ursprünglichen Zelle, die Reize aufnehmen, Reize leiten, sich kontrahieren, secernieren, sich fortbewegen, Stoffe aufnehmen und zerlegen konnte, schliesslich durch Übung und „Anpassung" Zellen, welche manche dieser Eigenschaften fast ganz verloren haben, in anderen aber es bis zu einer hohen Vollkommenheit gebracht haben. Die Eigenschaft der Kontraktilität beispielsweise, in der Anlage überall vorhanden, nahm bei einzelnen der Zellen allmählich zu, und diese wurden zu richtigen contractilen Zellen, ehe sie noch äusserlich die Charaktere etwa einer komplizierten Muskelfasser zeigten, wie wir sie an den höchstentwickelten contractilen Zellen kennen. Die Funktionsänderung war somit ihrem äusserlich sichtbaren Merkmal, der Gestaltveränderung, um einen erheblichen Schritt voraus.

Diese Verhältnisse können nun einfach auch auf die Sinnesapparate übertragen werden. Die Anpassung an bestimmte Thätigkeiten, an Aufnahme und Leitung bestimmter Reizarten geschieht schon, ehe wir sie an äusseren Merkmalen erkennen können, und sie ist es, welche die letzteren erst herbeiführt. Demnach kann schon eine Mehrheit von Funktionen, hier also von Empfindungen, auftreten, ehe noch äusserlich die Sonderung der einzelnen Apparate erfolgt. Dieses Durchgangsstadium repräsentieren eben die Wechselsinnesorgane, welche Empfindlichkeit und Unterscheidungsgabe für mehrerlei Reizarten besitzen. Geht man von den mittleren Gliedern der Tierreihe abwärts, zu den niedrigeren Formen, so findet man eine immer allgemeinere Empfindlichkeit gegen alle Reizarten bei geringer Unterscheidungsfähigkeit in einem Sinnesorgane vereinigt; geht man nach oben zu den höheren Vertretern der Tierreihe, so ist hier die Unterscheidungsfähigkeit für die einzelnen Reize und Empfindungen gesteigert, indem sich bestimmte Sinnesorgane der einzelnen Sinnesthätigkeiten angenommen haben. Damit, dass die Sinneserregungen in von einander getrennten und verschiedenen Apparaten sich abspielen, erhalten sie, d. h. die ihnen entsprechenden Empfindungen, wahrscheinlich ein charakteristischeres Gepräge, als bei denjenigen Tieren, wo sich noch in einem und demselben Organe die Vorgänge verschiedener Sinneserregungen abspielen. Je grösser die Zahl der Sinnesthätigkeiten ist, für welche ein Sinnesorgan in Anspruch genommen wird, um so mehr werden sich die Grenzen der den einzelnen Erregungen entsprechenden Empfindungen verwischen. Es werden sich alle Übergänge finden vom Universalsinnesorgan der Protisten, Gasträaden und niederster mit Nerven versehener Metazoen, wo nur eine ganz geringe Zahl von psychischen Funktionen möglich ist, zum höchsten Wechselsinnesorgane, wie wir es bei den Insekten (vielleicht auch vielen oder allen Wirbeltieren?) vorkommend finden, und welches nur noch zweien Sinnen als Organ dient, dabei aber die genaue Unter-

scheidung erlaubt, ob die stattfindende Erregung im gegebenen Falle dem Gebiete des einen oder des anderen Sinnes zufalle. Diese Organe sind die unmittelbare Vorstufe der spezifischen Sinnesorgane.

Es erübrigt nun noch die Berücksichtigung eines Bedenkens, das sich der Aufstellung des Wechselsinnesorganes entgegenstellen könnte: Es kann fraglich erscheinen, ob die einzelnen Teile eines Sinnesapparates, Sinneszelle, Leitungsnerv und zugehöriger Centralapparat zur Ausübung mehrerer Arten von Thätigkeiten befähigt sein können, und ob sie nicht die Annahme einer konstanten Funktion verlangen. Wir sahen oben, dass der gesamte Apparat, welcher ein spezifisches Sinnesorgan bildet, zweifellos konstante Funktion hat, dass es aber zur Erklärung der Konstanz (welche sich als spezifische Energie des Sinnesapparates ausdrückt) hinreicht anzunehmen, dass nur ein einziger der den Sinnesapparat zusammensetzenden Bestandteile konstante Funktion habe. Die spezifische Energie vieler Sinnesapparate, die empirisch festgestellt ist, bringt also keineswegs die Forderung mit sich, dass etwa der Nerv selbst, das Leitungsorgan, eine spezifische Energie besitze. Es ist sogar sehr wahrscheinlich, dass nur einer der Teile des Sinnesapparates, entweder das centrale oder das periphere Endorgan, — und ich glaube das letztere — auf jede Gattung von wirksamem Reize mit einer bestimmten, ihr spezifischen Reaktion antwortet. Das periphere Nervenendorgan, die Sinneszelle, hat die Aufgabe, den von aussen auf sie treffenden Reiz in einen Vorgang anderer Art umzuformen, welcher als Nervenreiz fungiert. Nicht der zugeführte Reiz trifft den Nerven, sondern ein Reiz, welcher Folge einer Thätigkeit der gereizten Sinneszellen ist. Wie es nun zweifellos ist, dass Zellen, auf verschiedene Weise gereizt, in verschiedene Arten von Thätigkeit geraten können, so gilt dies auch für die Sinneszelle.

Die Hauptschwierigkeit liegt aber in der Thätigkeit des Nerven. Kann ein Nerv qualitativ verschiedene Arten von Erregung leiten? Diese Frage kann heute weder in entscheidender Weise mit ja noch mit nein beantwortet werden. Wohl glaubte man eine Zeitlang, die Entscheidung in positivem Sinne beigebracht zu haben, als man die Möglichkeit konstatiert hatte, motorische und sensible Nerven über's Kreuz zu verheilen und sie darnach funktionieren sah. Ja selbst jetzt findet man, auffallend genug, jene bekannten Versuche von Paul Bert, Philippeaux und Vulpian, als Beweis für das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nerven angeführt (z. B. bei Wundt l. c. Seite 218 Anmerkung), nachdem es doch zweifellos geworden ist, dass die Verheilung von Nervendurchtrennungen überhaupt, so auch in jenen angeführten Fällen, nicht durch primäre Vereinigung beider Teilstücke erfolgt, sondern dass die Fasern vom centralen Stumpfe neu auswachsen.

Wichtiger als diese somit nicht mehr beweiskräftigen Versuche scheint mir die Überlegung, dass in den Nervenfasern ja nichts anderes als ein lang ausgewachsener Fortsatz einer Nervenzelle zu sehen ist, dass sie demnach die Eigenschaften eines jeden Zellleibes so gut haben kann, wie jede gewöhnliche Zelle. Im Begriff der Zelle liegt nicht die Spezialisierung für eine bestimmte Funktion; eine Zelle kann sich spezialisieren, sie muss es aber nicht. Thut sie es, so ist es Folge einer langdauernden, durch ausser ihr selbst liegende Gründe bestimmten Gewöhnung und Übung in einer einzigen Funktion. Trat eine solche Gewöhnung gar nicht ein, oder wurde die Zelle an die Ausübung von zwei oder mehreren gleichzeitig oder wechselsweise eintretenden Thätigkeiten gewöhnt, so war eben der Erfolg dem entsprechend, die Zelle spezialisierte sich nicht, oder sie beschränkte sich auf wenige (zwei oder mehr) Funktionen. Das alles gilt für den Nerven wie für jede Zelle. Haben die Nerven eine spezifische Funktion (oder Energie), so ist dies jedenfalls kein ursprünglicher, primärer

Zustand, und es liegt kein Grund vor, zu bezweifeln, dass bei niedrig organisierten Tieren ein anderer Zustand bestehe, vermöge dessen die Nerven mehrerlei Erregungen leiten können. Die Leitung ist dann vielleicht entsprechend langsamer und unvollkommener.

Dass die Funktion der Centralorgane keine absolute Konstanz als wesentliche Eigenschaft hat, ist wohl ziemlich allgemein anerkannt, und ich kann bezüglich der näheren Ausführung dieses Gedankens auf Wundt (l. c. pg. 219) verweisen.

Kaum nötig wird die Bemerkung sein, dass aus dem Gesagten keineswegs der Schluss zu ziehen ist, ich betrachte als beim Zustandekommen einer einzelnen Empfindung massgebend und deren Qualität bestimmend nur das periphere Nervenendorgan. Nur in der Phylogenese möchte ich diesem eine grosse Bedeutung für die Auswahl der Reize und die Anpassung an die einzelnen Reizgattungen zuschreiben. Ich halte die Sinneszellen in der Peripherie für denjenigen Teil des Sinnesapparates, welcher nicht nur vom einzelnen Reize vorübergehend am meisten und zunächst beeinflusst wird, sondern welcher auch infolge davon, dass er, den Lebensverhältnissen des Tieres entsprechend, von gewissen Reizarten mehr als von anderen getroffen wird, seine Empfindlichkeit und Reaktionsweise gegenüber den einzelnen Reizarten modifiziert. Die absolute Qualität der Empfindung ist aber jedenfalls durch das empfindende Centralorgan bestimmt.

II. Der Nachweis von Riech- und Schmeckvermögen.

Was man unter Riechen und Schmecken zu verstehen habe, das ist nicht so leicht zu sagen, wie es auf den ersten Anblick wohl scheinen möchte; ist es doch noch nicht lange her, dass man Eigenschaften der Stoffe zu schmecken oder zu riechen glaubte, die man heutzutage als der Sphäre des Tast- und Temperatursinnes zugehörig betrachtet. Ich erinnere an die zahlreichen Geschmacksqualitäten, wie sie von Linné und Anderen aufgestellt wurden; man sprach u. A. von öligem, scharfem, aromatischem Geschmack, während man den letzteren heute dem Geruche zuteilt, die ersteren als Mischungen verschiedener Sinnesempfindungen ansieht.

Noch ungleich viel schwieriger ist naturgemäss die Entscheidung darüber, ob eine Sinnesempfindung eines Tieres als dem Riech- oder Schmeckvermögen angehörig zu betrachten sei, oder nicht. Die Art der zustande gekommenen Empfindung bleibt uns ganz unbekannt, über ihre Eigenschaften können nur die äusserlich sichtbaren Reaktionen des Tieres einige Auskunft geben. Diese Reaktionen sind aber nur zu oft mehrdeutig und irreführend, wie wir unten sehen werden.

Die Definition des Riech- und Schmeckvermögens als „chemische Sinne“ ist in so fern praktisch nicht ausreichend, als wir wissen, dass auch andere Teile des tierischen Körpers als die Riech- und Schmeckorgane, speziell auch andere Sinnesorgane, chemischen Reizen gegenüber Empfindlichkeit zeigen können. Diese Empfindlichkeit ist somit kein zureichendes Criterium für den Nachweis eines Riech- oder Schmeckorganes. Wir nennen es nicht riechen, wenn ein Mensch die Einwirkung von Ammoniak- oder Osmiumsäuredämpfen auf seine Conjunctiva empfindet, wir nennen es nicht schmecken, wenn ein Frosch einen auf seine Haut gefallenen Säuretropfen vermöge dessen chemischer Einwirkung bemerkt. Von einem Riech- oder Schmeckorgane verlangen wir vielmehr, dass es die Wahrnehmung

und Erkennung bestimmter das betreffende Organ berührender Stoffe vermöge deren chemischer Eigenschaften ermögliche, und folglich imstande sei, verschiedene Stoffe zu unterscheiden. Chemische Sinnestätigkeit muss der Zweck des Organes sein.

Es liegt in der Natur der Sache, dass der vollgiltige Nachweis dieser Eigenschaften bei Tieren mit grossen Schwierigkeiten verknüpft ist, um so mehr, je ferner das betreffende Tier dem Menschen in seiner Organisation steht, wodurch der Vergleich zwischen beiden immer mehr erschwert wird. Wie können wir überhaupt erkennen, dass ein Tier verschiedene Stoffe vermöge deren chemischer Einwirkung unterscheidet? Verhältnismässig leicht ist es in den meisten Fällen zu erkennen, ob bei einer Wahrnehmung des Tieres chemische oder sonstige (etwa mechanische, thermische, optische, akustische) Einflüsse es waren, welche den Sinnesreiz bildeten. Ich gedenke nicht, die verschiedenen Methoden zu diesem Zwecke hier zu besprechen, verweise vielmehr auf den speziellen Teil meiner Arbeit, wo sie mehrfach an geeigneter Stelle erwähnt sind. Hier nur einige Worte. Hat man mittelst einer Flüssigkeit einen Reizversuch gemacht, und das Tier hat auf die Annäherung oder Berührung dieser Flüssigkeit reagiert, so ist es in allen irgendwie zweifelhaften Fällen geboten, Control-Versuche mit einer indifferenten Flüssigkeit, in den meisten Fällen wohl mit Wasser (welches nicht zu warm und nicht zu kalt sein darf!) einzuschalten, um sich zu überzeugen, ob nicht schon die Berührung mit Flüssigkeit überhaupt Reaktion auslöst. Bei Versuchen über den Geschmackssinn fand ich es oft zweckmässig, die normalen Nahrungsstoffe mit schmeckenden Substanzen zu durchtränken, um deren Wirkung zu prüfen; in anderen Fällen kann man oft an Stelle der wirklichen Nahrung einen geschmacklosen Stoff unterschieben, der sich mit den verschiedensten Substanzen durchtränken lässt, und so sehr exakte und schöne Versuche gestattet.

Grosse Schwierigkeit kann es jedoch machen, zu erkennen, ob im einzelnen Falle dieser und jener chemisch wirksame Stoff unterschieden wird. Im Wesentlichen sind wir hierin auf die einfache Unterscheidung „angenehm“ und „unangenehm“ beschränkt, während Unterabteilungen der Empfindungen schwer oder gar nicht zu erkennen sind. In den meisten Fällen ist es leicht, festzustellen, ob das Tier die Einwirkung der Substanz, die man prüfen will, angenehm oder unangenehm empfindet, sofern nur das Tier irgend welche Reaktion zeigt. Dass eine Wespe zwischen süss und bitter, ebenso zwischen süss und sauer unterscheidet, ist leicht zu konstatieren. Ob sie aber sauer und bitter von einander zu scheiden vermag, können wir nicht angeben. Ihre Reaktionsweise verrät uns davon nichts. Für die Feststellung der Frage, ob und wo ein Tier ein Riech- oder Schmeckorgan besitzt, genügt es nun freilich schon, die Unterscheidungsfähigkeit zwischen angenehmem und unangenehmem Geschmack (Geruch) konstatiert zu haben. Wäre dies nicht der Fall, so stände es schlecht mit unserer Kenntnis der Riech- und Schmeckorgane der Tiere, schlechter als es thatsächlich steht. In nicht wenigen Fällen kennen wir genau die Organe, vermöge deren die Tiere (ich spreche hier natürlich vorzugsweise von Wirbellosen) die Gegenwart eines ihnen angenehmen, etwa zur Nahrung dienenden Stoffes erkennen und diesen sofort aufzusuchen vermögen. Leicht ist es dann, zu beweisen, dass andere Substanzen, auf dieselben Organe einwirkend, Äusserungen von Unbehagen und Unlust erzeugen, und dass das Tier diese Stoffe flieht. Mit diesen beiden Beobachtungen ist dann das Riech- (Schmeck-) Organ überzeugend nachgewiesen.

Aber selbst diese bescheidene Forderung, den Nachweis der Unterscheidungsfähigkeit zwischen angenehm und unangenehm, vermögen wir bis jetzt noch in zahlreichen Fällen nicht zu erbringen. Die Gründe liegen am Tage: Um ein Tier mittelst eines Stoffes anziehen zu können, um eine „Anziehungsreaktion“ zu erhalten, muss man erst Stoffe kennen, welche dem Tiere angenehm sind,

man muss seine Nahrungsstoffe, und unter diesen insbesondere diejenigen mit ausgeprägtem Geschmack oder Geruche kennen. Um „Abstossungsreaktionen“ zu erzielen, muss man Stoffe kennen, die dem Tiere unangenehme Empfindungen erzeugen. Letzteres ist sehr leicht, ersteres oft schwer. Es giebt wenige Tiere, bei denen eine Abstossungsreaktion in keiner Weise zu erzielen ist (doch werden wir auch solche kennen lernen). Dagegen giebt es sehr viele Tiere, bei welchen Anziehungsreaktionen nicht zu erhalten sind. Die Gründe können verschiedener Art sein. Am häufigsten wohl liegt die Schuld an der Unkenntnis der Lebensbedingungen und der Ernährungsweise der Tiere; oft kennt man zwar annähernd die von Tieren bevorzugte Nahrung, aber nicht im einzelnen, und gerade bestimmte Bestandteile der Nahrung können es sein, die auf den Geruch und Geschmack des Tieres in charakteristischer und angenehmer Weise wirken. Solche nun festzustellen, ist natürlich schwer, oft unmöglich. In anderen Fällen wissen wir zwar, welche Nahrung das Tier liebt, vermögen aber nicht, die richtigen und für einen einwandfreien Versuch notwendigen natürlichen Lebensbedingungen im Versuche nachzuahmen: z. B. solche Insekten, welche fliegend ihrer Nahrung nachgehen, geben, in engem Behältnis eingesperrt, oft Resultate bei den Versuchen, welche denjenigen direkt entgegenlaufen, welche wir nach der Lebensweise des freien Tieres erwarten sollten.

In einer dritten Kategorie von Fällen endlich, — und diese sind gar nicht selten, — findet man desshalb keine Anziehungsstoffe, weil es keine giebt. Die Zahl der Tiere, bei welchen Geruchs- und Geschmackssinn keine oder eine äusserst geringe Bedeutung haben, ist grösser, als gewöhnlich angenommen wird, ganz besonders dann, wenn man vorzugsweise die Bedeutung dieser Sinne für die Nahrungsaufnahme, das Wahrnehmen, Suchen, Verfolgen, Prüfen der Nahrung mittelst der chemischen Sinne in's Auge fasst. Da giebt es erstens Tiere, welche sich bei genannten Funktionen ausschliesslich vom Gesichtssinne leiten lassen, andere nehmen Gehör- und Tastsinn zu Hilfe, dritte endlich suchen gar nicht nach einer bestimmten konstanten Nahrung, sondern verschlingen, was ihnen in den Weg kommt, und überlassen es ihrem Verdauungsapparat, aus dem verschluckten Schlamm und Detritus das für die Ernährung brauchbare aufzulösen und zu resorbieren, das unbrauchbare wieder auszuscheiden. Von den Amöben aufwärts bis zu den Echinodermen und Würmern ist diese geringe Auswahlsfähigkeit der Nahrung gegenüber eine weit verbreitete Eigenschaft, und es begreift sich leicht, dass man solchen anspruchslosen Geschöpfen gegenüber mit Anlockung durch Nahrungsstoffe nichts erreicht.

Es wäre nun einseitig und falsch, wollte man in der Bedeutung für die Nahrungsaufnahme den einzigen oder auch nur den überall vorherrschenden Wert der chemischen Sinne erblicken. Die sexuelle Bedeutung des Geruches bei vielen Insekten ist bekannt, einzelnen Tieren dient derselbe Sinn zur Orientierung, anderen zum Erkennen von Freund und Feind u. s. f. Nicht zu gering darf auch eine weitere Funktion der chemischen Sinne angeschlagen werden, die sich sogar beim Menschen erkennen lässt, nämlich die Beurteilung der Reinheit oder Verunreinigung des Aufenthaltsmediums, der Luft oder des Wassers. Ich glaube, dass namentlich bei Wassertieren der chemische Sinn in dieser Beziehung keine geringe Rolle spielt. Man weiss, dass gewisse Zusätze zum Wasser die Tiere töten, und desshalb so verunreinigtes Wasser von ihnen geflohen wird; man weiss ferner, dass Mücken den Rauch scheuen und ähnliches mehr. Für Tiere, die im Feuchten leben, ist die Wahrnehmung von Wasser, sei es in flüssiger, sei es in Dampfform, von höchster Wichtigkeit, und, wie ich glaube, oft sehr entwickelt. Die Bedeutung des chemischen Sinnes in der Haut z. B. des Regenwurms wird vorzugsweise in dieser Richtung zu suchen sein.

Die hier aufgezählten Funktionen der chemischen Sinne, welche sich vielleicht noch um einige vermehren liessen, sind experimenteller Prüfung viel schwerer zugänglich als die Funktion des Er-

kennens und Prüfens der Nahrung, wie ich hier des näheren nicht begründen will. Zur Feststellung des Ausbildungsgrades und Sitzes der Riech- und Schmeckorgane sind sie nur in wenigen Fällen zu verwenden, oft sind sie nur schwer überhaupt nachzuweisen. In solchen Fällen wäre es häufig ein Ding der Unmöglichkeit, die Existenz und den Sitz jener Organe nachzuweisen, wenn hier nicht eine andere Methode zu Hilfe käme, die, mit der nötigen Vorsicht verwendet, oft gute Resultate giebt. Sie besteht darin, dass man experimentell nur die meist leicht zu erzielenden Abstossungsreaktionen erzeugt und beobachtet, und dann aus den hierbei als chemisch empfindlich und reizbar sich ergebenden Stellen des Körpers mittelst weiterer Erwägungen diejenigen aussucht, welche als Riech- oder Schmeckorgane im engeren Sinne aufzufassen sind. Die hiebei massgebenden Gesichtspunkte werde ich im folgenden kurz erörtern.

Der Weg, mittelst Abstossungsreaktionen allein den Geruchs- und Geschmackssinn feststellen und lokalisieren zu wollen, ist von verschiedenen Forschern eingeschlagen, von anderen aber auf's energischste bekämpft und in seiner Beweiskraft bestritten worden, wie mir scheint, grossenteils mit Recht. Sowohl an die experimentelle Prüfung der Insektenriechorgane, wie auch an diejenige der Schneckenfühler, haben sich längere Diskussionen angeschlossen. Da dieser Punkt von principieller Bedeutung und für die Berechtigung meiner Versuchsanstellung entscheidend ist, muss ich auf ihn etwas näher eingehen. Ausführliche Untersuchungen über „die Aufnahmestellen chemischer Reize" bei Insekten und einigen anderen Tieren hat besonders V. Graber (118, 119) gemacht. Seine Schlussfolgerungen fanden sofort besonders von Seiten Forel's (106) und Plateau's (239) lebhaften Widerspruch. Die Einwände dieser Forscher sind vor allem folgende: Erstens untersuchte Graber die Tiere unter sehr ungünstigen Versuchsbedingungen, die von den natürlichen Lebensverhältnissen allzuweit abweichen. Zweitens verwendete er Stoffe als „Riechstoffe", die zu intensiv wirkten, um als sicher reine Riechreize gelten zu können. Sie konnten vielmehr auch inadäquate Reize für Tastorgane sein, und in diesen Schmerzempfindung erzeugen. Dies letztere ist nun der Angelpunkt der ganzen Frage; unangenehme Geruchseindrücke von Schmerzempfindungen zu scheiden, ist die grösste Schwierigkeit, die sich diesen Untersuchungen entgegenstellt, und es ist Forel und Plateau ohne weiteres zuzugeben, dass Graber diesen schwierigen Punkt nicht eliminiert, ja gar nicht einmal berücksichtigt hat.

Auf der anderen Seite gehen aber auch, wie ich glaube, die Gegner Graber's wieder zu weit, wenn sie Graber's Versuche als für Bestimmung des Geruchsorganes wertlos bezeichnen und namentlich wenn sie die meisten von Graber verwendeten Riechstoffe grundsätzlich von derartigen Versuchen ausgeschlossen wissen wollen. Die Forderung, zur Lokalisierung des Riechorganes nur Anziehungs- und keine Abstossungsreaktionen zu verwenden, hat etwas richtiges. Denn wenn ein Tier sich von einer riechenden Substanz zurückzieht, oder unter ihrer Einwirkung bestimmte Bewegungen ausführt, kann dies ebenso wohl auf Schmerz wie auf Geruchsempfindung zurückgeführt werden. Aber man soll auch nicht zu weit gehen; wir haben zahlreiche Hilfsmittel, welche der Beurteilung solcher Versuche zu Hilfe kommen. Aus den Versuchen nach Graber's Methode allein könnte man freilich keine sicheren Schlüsse ziehen. Aber es müssen hier die feinere Histiologie, die vergleichende Anatomie, die Berücksichtigung der Lebensbedingungen und des Temperamentes des Versuchstieres und noch mancherlei andere Erwägungen zur Beurteilung des Versuchsergebnisses hinzugezogen werden. Ganz zu verzichten braucht man auf das Mittel der Abstossungsreaktionen nicht, und muss dies um so mehr wünschen, als wie gesagt, es in vielen Fällen das einzige ist, das übrig bleibt.

Graber hatte vorzugsweise ätherische Öle und flüchtige Fettsäuren bei seinen Versuchen

verwendet und gegen sie namentlich richten sich die Angriffe. Zweifellos ist es ein grosser Fehler, wenn Graber die verschiedenen Riechstoffe kritiklos als beinahe gleichwertig für seine Versuche betrachtete, und sogar Ammoniak zum Nachweis von Riechvermögen verwenden wollte. Der Hauptfehler scheint mir indessen der zu sein, dass er die Stoffe viel zu lange, bis zu einer Minute, einwirken liess, und selbst Reaktionen, die nach 50—60 Sekunden eintraten, noch als Riechreaktionen betrachtete. Eine Bewegung, die erst innerhalb einer Minute eintritt, kann eine rein zufällige sein. Ausserdem kann eine so langdauernde Einwirkung reizender Dämpfe schon Prozesse im Tierkörper anregen, die ganz ausserhalb des Gebietes der Sinneswahrnehmungen liegen, jedenfalls aber nicht zum Geruche zu zählen sind. Ich habe aus diesem Grunde Reaktionen, die nicht in 5 bis höchstens 10 Sekunden eintraten, nicht als Riech- oder Schmeckreaktionen betrachtet.

Ein weiterer Nachteil bei Graber's Versuchen liegt in der grossen Monotonie in der Art des Experimentierens, wobei auf die Eigenart der Tiere keine Rücksicht genommen wurde. Die Reizstoffe wurden entweder an Glasstäbchen vorgehalten oder Graber liess sie mittelst seines „Zweikammerprincips“ einwirken.[1])

Ich habe häufig gefunden, dass die einzelnen Tiere ganz verschiedene Experimentiermethoden verlangen: Das eine reagiert nur in der Ruhe, ein anderes nur im Laufen oder Fliegen, manchmal ist es zweckmässig, die Nahrung mit riechenden und schmeckenden Stoffen zu versetzen u. s. f.

In soweit also stimme ich mit den Kritikern der Methode Graber's überein; bezüglich der Brauchbarkeit stark riechender Stoffe ist meine Meinung eine abweichende.[2])

Ich habe vielfach mit ätherischen Ölen, dann auch mit aromatischen Körpern, Benzol, Toluol, Xylol, Menthol, Campher, Naphthalin, Cumarin, Kreosot und anderen Stoffen experimentiert. Man wird mir entgegenhalten: Diese Stoffe stellen doch Reize für alle sensiblen Nerven dar, sie ätzen und brennen auf den empfindlichen Schleimhäuten. Als schlagendstes Beispiel pflegt ins Feld geführt zu werden, sie erzeugen auf der menschlichen Conjunctiva ein Schmerzgefühl, und das werde man doch nicht behaupten wollen, dass dies Äusserung von Riechvermögen der Conjunctiva sei. Dieser letztere, vielfach wiederholte und gläubig nachgesprochene Einwand ist nun überhaupt nicht zutreffend. Es ist nicht richtig, dass jene Stoffe, die ich namhaft machte, auf der Conjunctiva Schmerz erzeugen, wenn sie in Dampfform (natürlich bei Zimmertemperatur verdampfend) einwirken. Ich kann einen mit Xylol, Nelkenöl, Kreosot befeuchteten Pinsel meinem Auge bis fast zur Berührung nähern, ohne etwas davon zu empfinden.[3]) Bei Ammoniak und Osmiumsäure, sowie bei schwefliger Säure ist es anders.

Allerdings erzeugt mir Bergamottöl (anderen Cedernöl) häufig eine leichte Conjunctivalreizung, jedoch nur, wenn ich es tagelang auf meinem Arbeitsplatz stehen habe und mich bei Anfertigung mikroskopischer Präparate darüber beuge. Dieselbe Wirkung hat Osmiumsäure in wenigen Minuten.

Jene ätherischen Öle und aromatischen Körper haben somit eine Reizwirkung auf die Zellen überhaupt, aber in anderer Weise, als es gewöhnlich aufgefasst wird. Gasförmig einwirkend, vermögen sie innerhalb längerer Zeit Hyperämie und Entzündung zu erzeugen, in Substanz direkt einwirkend erzeugen sie dieselbe schon in kurzer Frist. Was an Thatsachen über ihre Wirkung vorliegt,

---

[1]) Wegen der Einzelheiten muss ich auch die Originalarbeiten (118, 119) verweisen.

[2]) Ich will hier gleich bemerken, dass das hier Gesagte auch durchaus auf die Versuche mit Schmeckstoffen bei Wassertieren zu übertragen ist.

[3]) Auch die Cornea von Rana temporaria wird durch Annäherung ätherischer Öle auf kleinste Entfernungen nicht gereizt.

berechtigt keineswegs zu der Behauptung, Contact mit den Dämpfen dieser Stoffe reize die Tiere schmerzhaft.

Von Interesse dürfte folgende Beobachtung sein, welche ich an einigen Exemplaren der Bernsteinschnecke *(Succinea)* machte, und die hier wohl ihren geeignetsten Platz finden wird: Auf Annäherung von Rosmarinöl (ein kleines Tröpfchen an einer Nadel) reagierten die 4 Tentakel prompt und sicher durch Einstülpung, die Mundgegend durch die gewöhnlichen, unten zu besprechenden Bewegungen. Die übrigen Körperteile, also auch der Fussrand und dessen hinterstes Ende, zogen sich vom Öle nicht zurück. Ganz ebenso war die Wirkung von Campherstückchen, sehr abweichend jedoch die der 2% Osmiumsäurelösung. Diese reizt Fühler und Mundteile schwächer als Rosmarinöl, aber sehr deutlich reizt sie auch alle anderen blossliegenden Körperteile, den ganzen Fuss und Rücken. Der Geruch der Säure ist lange nicht so intensiv, wie derjenige des Rosmarinöls und Camphers, aber ihre reizende (entzündungserregende) Wirkung auf alle Gewebe ist viel stärker.

Dieser Versuch ist darum besonders wichtig, weil er zeigt, dass die stark riechenden Stoffe (Rosmarinöl und Campher) gerade auf diejenigen Teile am stärksten wirken, welche schon anderweitig, auch durch die wertvolleren Anziehungsreaktionen, als Riechorgane nachgewiesen sind. Weiter zeigt der Versuch, dass nicht die entzündungserregende Wirkung es ist, welche die starke Empfindlichkeit bedingt, sondern die in ihrem Wesen noch ganz unbekannte Eigenschaft der Riechbarkeit. A priori durfte man nicht annehmen, dass Riechbarkeit eines Stoffes für Menschen mit derselben Eigenschaft den tierischen Riechorganen gegenüber zusammenfalle, zahlreiche Versuche haben dies jedoch festgestellt, wenn auch natürlich einige Ausnahmen nicht fehlen.

Ich glaube annehmen zu dürfen, dass ein Teil der Missbilligung, welche Versuche wie die von Graber u. A. zum Zwecke der Feststellung des Riechvermögens gefunden haben, darin seinen Grund hat, dass hierbei isolierte chemische Substanzen verwendet wurden, denen man leichter eine Reizwirkung abnormer Art zutraut, als etwa dem Dufte einer Pflanze, der Ausdünstung eines Tieres oder dem Geruch einer Speise. Wären die Abstossungsreaktionen mit Stoffen letztgenannter Art erzielt worden, so würde vielleicht mancher sie gebilligt haben, der sie jetzt, durch isolierte Chemikalien erzeugt, für wertlos hält. Ich sehe im Gegenteil einen Vorzug darin, wenn isolierte, chemisch definierbare Körper verwendet werden, wobei man genau weiss, dass dieser und kein anderer Stoff es war, welcher wirkte, während man, wenn ein Tier eine bestimmte Pflanze flieht oder aufsucht, zunächst nicht wissen kann, welcher der in ihr enthaltenen Stoffe der wirksame war. Aus demselben Grunde scheint es mir wichtig, die sonstigen Eigenschaften, welche ein Nahrungsstoff ausser seinen chemischen Eigenschaften besitzt, nach Möglichkeit zu eliminieren, woraus die Methode hervorging, die ich in einzelnen Fällen, so bei Actinien und Wasserkäfern, mit gutem Erfolg anwandte: Man reicht dem Tiere statt der Nahrung einen unlöslichen, desshalb geschmack- und geruchlosen Stoff (Filtrierpapier), der bei den verschiedenen Versuchen mit verschiedenen Flüssigkeiten durchtränkt wird. Man kann ihn mit dem Safte der eigentlichen Nahrung, aber auch mit jedem beliebigen anderen Stoffe durchtränken, und hat dann den Vorteil, dass bei den einzelnen Versuchen die statt der Nahrung untergeschobenen Bissen stets dieselben physikalischen Eigenschaften, die gleiche Consistenz, haben und nur chemisch verschieden sind.

Von besonderem Interesse ist es, wenn es gelingt, chemisch definierbare Substanzen festzustellen, welche eine Anziehungsreaktion bei Tieren auslösen, welche ihnen also „angenehm schmecken“. So ist es Pfeffer bei Protisten und Spermazellen gelungen, welche, wie oben erwähnt, durch Apfel-

säure, Zucker und anderen Substanzen angelockt wurden. Graber fand z. B. in der Buttersäure ein Lockmittel für gewisse Käfer, ich habe den Zucker (Trauben- oder Rohrzucker) in vielen Fällen in ähnlicher Weise wirken gesehen.

Leider ist die Zahl derartiger Substanzen noch klein, und wird von derjenigen der entgegengesetzt wirkenden Stoffe um's vielfache übertroffen. Unter diesen giebt es nun auch wieder solche, die in ganz ungeheuren Verdünnungen noch abstossend wirken, wie dies unten wiederholt zu erwähnen sein wird. Concentrationen gewisser Lösungen können oft noch wirksam sein, von denen man sicher sein kann, dass sie die Gewebe des Körpers in keiner Weise direkt schädigen. Wenn z. B. Chinin, Strychnin, oder Vanillin, sowie sie mit der Haut eines Wassertieres in Contact kommen, deutliche (Abstossungs-) Reaktion desselben hervorrufen, so geht nach meiner Ansicht daraus hervor, dass in der Haut dieses Tieres Sinnesorgane sich finden müssen, welche durch leichteste chemische Reize in Erregung geraten. Damit wird es nun sehr wahrscheinlich, dass die Sinnesorgane auch die Bestimmung chemischer Erregung, chemischer Sinnesthätigkeit haben. Denn wo eine Substanz, die den Geweben gegenüber als indifferent bezeichnet werden kann und jedenfalls bei momentaner Einwirkung absolut keine Schädigung derselben bewirkt, deutliche Erregung hervorruft, da, muss man annehmen, werden es viele andere Substanzen auch thun. Ein Sinnesorgan aber, welches etwa dem Tastsinne dienen sollte, und dabei fort und fort inadäquater Reizung durch chemisch wirksame Stoffe, wie solche auch das freilebende Tier oft treffen müssen, ausgesetzt wäre, müsste als höchst unzweckmässig bezeichnet werden. So unzweckmässige Organisation giebt es in der Natur nicht. Viel annehmbarer ist es, dass an demselben Orte, wo wir dem Tiere mittelst einer der zahlreichen abstossenden Substanzen eine unangenehme Empfindung erzeugen können, die uns unbekannten, und natürlich viel spärlicheren, angenehm wirkenden, anziehenden Stoffe ebenfalls Erregung zu erzeugen imstande sind. Da dies nur ein Wahrscheinlichkeitsschluss ist, wird jedenfalls in manchen Fällen die vorstehende Deduktion nicht das Richtige treffen; es wird vorkommen, dass ein Tast- oder Sehorgan durchaus zufällig Empfindlichkeit für einen versuchsweise zugeführten Stoff an den Tag legen wird, ohne darum ein Riech- oder Schmeckorgan zu sein. In der Mehrzahl der Fälle indessen wird ausgeprägte Empfindlichkeit gegen schwache chemische Reize auf das Vorhandensein spezifisch-chemischer Sinnesorgane hindeuten, welche, wie ich glaube, in manchen Fällen andere Funktionen nebenher oder als Hauptthätigkeit besorgen können.

Diese Erwägung ist nicht eine rein aprioristische, vielmehr führen mancherlei Erfahrungen, bei Beobachtung und Experiment gewonnen, auf sie hin. Wenn wir die Funktion eines Sinnesorganes bei einem Tiere erforschen wollen, sind wir ja glücklicherweise nicht darauf angewiesen, alle Schlüsse aus der experimentellen und histiologischen Untersuchung nur dieser einen Tiergattung zu ziehen, vielmehr kommt hierbei die vergleichende Anatomie als mächtiges Hilfsmittel in Betracht. Oft, man kann sagen, meistens, gelingt es nicht, die sich erhebenden Fragen an einer Tiergattung zu lösen. Beispielsweise wenn man die Sinnesorgane am Fühler eines Insektes untersucht und sie mit demjenigen eines anderen Insektes im Bau übereinstimmend gefunden hat, liegt der Gedanke sehr nahe, dass die Funktion in beiden Fällen dieselbe sei. Hat nun in einem Falle das Experiment unter besonders günstigen Verhältnissen Riechvermögen jener Organe konstatiert, so genügt bei der zweiten Insektengattung der Nachweis chemischer Reizbarkeit der Fühler schon, um auch hier das Riechvermögen als ziemlich gesichert betrachten zu dürfen. Gerade in solchen Fällen, wie in dem eben angenommenen lässt es sich oft deutlich zeigen, dass bestimmte Riechstoffe an den Insektenfühlern, deren Riechvermögen auf andere Weise schon sicher festgestellt ist, deutlich reizend wirken, an anderen

Körperteilen desselben Tieres nicht. Reizt dann derselbe Riechstoff auch bei einem Insekt anderer Art nur die Fühler, oder vielleicht nur die Taster, so ist der Schluss gerechtfertigt, dass auch diese Organe Riechorgane seien.

Wir sind in der glücklichen Lage, bei einigen Insekten durch einwandfreie Versuche besonders Forel's und Graber's die Riechorgane genau zu kennen. Prüft man, wie sich diese Insekten gegen ätherische Öle verhalten, so zeigt sich, dass die Riechorgane gegen dieselben sehr empfindlich sind, alle übrigen Teile sehr viel weniger. Dies scheint sehr dafür zu sprechen, dass diese und verwandte Stoffe uns keine falschen Resultate geben, sondern die wirklichen Riechorgane anzeigen. Von vorneherein durfte das nicht angenommen werden, aber die Erfahrung hat dafür entschieden, vorausgesetzt — das muss ich betonen, — dass die Riechstoffe in vorsichtiger Weise angewandt wurden, dass nur ganz kleine Mengen, in nicht zu grosser Nähe und immer nur ganz kurze Zeit einwirkten.

III. Das Riechen im Wasser.

In denjenigen Schriften über die Physiologie des Riechens und Schmeckens, welche auch vom vergleichend-physiologischen Standpunkte die Frage berücksichtigen, pflegt wohl Zweifel darüber geäussert zu werden, ob das „Riechen" der Wassertiere demjenigen der Landtiere (oder richtiger Lufttiere) im Wesen gleich sein könne, oder ob nicht vielleicht das Riechen im Wasser etwas dem Schmecken ähnliches sei. Die Auffassungen, zu welchen die einzelnen Autoren hierin kommen, sind wesentlich verschieden, je nachdem die betreffende Abhandlung in die Zeit fällt, wo das sogenannte Weber'sche Gesetz über das Verhalten flüssiger Stoffe zum Geruche noch galt, oder nach dessen Umstossung durch die vielcitierten Versuche Aronsohn's verfasst wurde. Das genannte Gesetz, zunächst nur für den menschlichen Organismus aufgestellt, bildete nämlich ein schwerwiegendes Hindernis in den Augen derjenigen, welche den Wassertieren in derselben Weise wie den Lufttieren Riechvermögen zusprechen wollten. Das Weber'sche Gesetz lautete in Kürze so: Riechende Flüssigkeiten, in die Nase gebracht, erzeugen keine Geruchsempfindung. Der Riechnerv sollte nur von gasförmigen Stoffen erregt werden. Die Unrichtigkeit dieses Satzes ist von Aronsohn (6; 7) in überzeugender Weise experimentell nachgewiesen. Damit ist ein, und wie vielfach angenommen wird, das wichtigste Bedenken gegen die Annahme von Riechvermögen bei Wassertieren gehoben und nach der Annahme neuerer Autoren erwiesen, dass Wassertiere „riechen."

Ich kann dem nicht zustimmen, halte vielmehr das Riechvermögen für an die Gegenwart von Luft gebunden. Massgebend für die Art, wie jeder in dieser Frage sich entscheidet, ist die Definition, die er für Geruch und Geschmack aufstellt. Die Definition, an welche ich mich halte, ist folgende:

Riech- und Schmeckvermögen sind die beiden Teile **eines** Sinnes, der abkürzend als **chemischer Sinn** bezeichnet werden kann. Dieser Sinn, bez. seine Organe, ermöglichen dem Tiere die Erkennung bestimmter Stoffe vermöge deren chemischer Eigenschaften, sowie die Unterscheidung der Stoffe in zwei oder

mehrere Gruppen, ebenfalls nur vermöge deren chemischen Eigenschaften. Ein Teil der Organe des chemischen Sinnes (Riechorgane) wird vermöge seiner anatomischen Lage nur von gasförmigen Reizstoffen getroffen, ein anderer nur von flüssigen (Schmeckorgane). Verschiedene andere, von dieser mehr oder weniger abweichende Definitionen liegen den Abhandlungen über Riech- und Schmeckvermögen und ihre Organe teils ausgesprochenermassen, teils unausgesprochen zu grunde. Es sind allerlei Gesichtspunkte in die Definition hereingezogen worden, welche teils die allgemeine Giltigkeit derselben beeinträchtigen, teils geradezu unrichtig sind.

Der eben gegebenen Definition steht die von Forel (106) nahe:

Définition de l'odorat: Un sens spécial, qui permet à l'animal de reconnaître à distance par une énergie spéciale quelconque la nature (chimique) de certains corps. .... Le goût n'est chez nous qu'un sens chimique de contact servant à discerner la qualité chimique des substances non volatiles, à les distinguer les unes des autres à l'aide d'une énergie spéciale rapprochée par sa qualité de celle de l'odorat.

Forel setzt also an Stelle der Unterscheidung nach dem Aggregatzustand des Reizstoffes die Unterscheidung: à distance und au contact. Der Grundgedanke ist freilich derselbe, kann aber in der letzteren Form leicht missverstanden werden. Mit der Behauptung, dass der Geruch Wahrnehmung auf Distanz gestatte, soll ja doch nicht gesagt sein, dass die Riechstoffe eine fernwirkende Kraft hätten, vergleichbar dem Lichtstrahl; sondern materielle Bestandteile des riechenden Stoffes müsse das Sinnesorgan ebensowohl berühren, wie schmeckende, wenn die entsprechende Sinneserregung eintreten soll.

Dass die Befürchtung eines solchen Missverstehens der Fernwirkung des Geruches nicht unbegründet ist, scheint mir aus einer Bemerkung Aronsohn's hervorzugehen, welcher sagt (6 pg. 325):

„Um mich augenscheinlich von dem Riechvermögen der Fische zu überzeugen, warf ich zweien Goldfischen, von deren gutem Appetit ich mich vorher überzeugt hatte, stark mit Nelkenöl oder Tinct. asae foetidae getränkte Ameiseneier vor. Sobald die Fische die Eier liegen sahen, kamen sie herangeschwommen und wollten schnell nach ihnen greifen; kaum hatten sie die Eier aber nur ganz oberflächlich mit der Schnauze berührt, so schnellten sie flugs zurück. Dies konnte aber noch als Folge eines Reizes auf die Schnauze aufgefasst werden; dass aber dem nicht so sei, dass das Fahrenlassen der Beute nur durch die unangenehme Geruchsempfindung bedingt war, das bewiesen die Fischchen in vielen anderen Fällen, wo sie sich schon aus einer Entfernung von einigen Millimetern mit den ausgesprochensten Erscheinungen des Unwillens von der lieben Speise abwandten."

Der „Reiz auf die Schnauze" ist offenbar als ein chemischer betrachtet, was aber ist die Geruchsempfindung anderes, als der Ausdruck eines chemischen Reizes? Ich kann den betreffenden Abschnitt aus Aronsohn's Abhandlung nicht anders verstehen, als dass darin implicite die Anschauung liegt, dass das Riechen eine Fernwirkung sei, ähnlich wie das Sehen und Hören. Das aber ist unzweifelhaft falsch.

Übrigens denkt sich Aronsohn die Prüfung des Riechvermögens bei Fischen auch bedeutend leichter, als sie es in Wirklichkeit ist.

Betrachten wir die weiteren Kriterien, die zur Unterscheidung des Geruchs- und Geschmackssinnes angegeben sind.

Es ist mehrfach behauptet worden, Geruchsorgane müssten immer am Kopfe und zwar in der Medianlinie liegen. Dadurch sei z. B. ausgeschlossen, dass die Fühler der Insekten dem Geruche dienen, diese seien vielmehr den „Ohren" zu vergleichen (Paasch 230, Wolff 333, Graber 122). Ohne mich auf die Wiederlegung derartiger Ansichten einzulassen, will ich nur daran erinnern, dass nicht einmal beim Menschen jene Behauptung zutrifft. Bekanntlich ist auch hier das Riechorgan paarig angelegt, und nur die „Nase" als Ganzes ist beim fertigen Menschen äusserlich unpaarig. Die Nase aber ist nicht das Geruchsorgan.

Etwas grössere Bedeutung muss der Ansicht zugemessen werden, nach welcher Riechorgane immer an der Mündung des Atmungsapparates liegen sollten. In den zahlreichen Arbeiten, welche schon zu Anfang dieses Jahrhunderts über die Riechwerkzeuge der Insekten geschrieben wurden, herrscht diese Anschauung vor. Dann aber, als der experimentelle Nachweis ihrer Unrichtigkeit von mehreren Seiten (Dönhoff (72), Perris (234) u. A.) geliefert wurde, verliess man sie allgemein. Überraschend war es daher, als der alte Gedanke im Jahre 1877 von G. Joseph wieder vorgebracht wurde. Joseph (150) bezeichnete mit Bestimmtheit die Mündungen der Tracheen, die Stigmen der Insekten als Sitz des Geruches, beschrieb an denselben innervierte „Geruchsgürtel" und suchte seine Ansicht durch einige Versuche an lebenden Tieren zu stützen. Die Versuche konnten von keiner Seite bestätigt werden und die Geruchsgürtel hat nach Joseph niemand gesehen. Der rasch sich erhebende Widerspruch scheint den genannten Forscher überzeugt zu haben, denn eine ausführliche Bearbeitung der Frage, die nach der ersten kurzen Mitteilung zu erwarten war, blieb aus.

In seiner grossen phantasiereichen Schrift über das Riechorgan der Biene findet Wolff (l. c.) dasselbe zwar an der Gaumenplatte, nimmt aber einen besonderen Saugmechanismus an, der nach Art eines Respirationsapparates die Aussenluft zu den Riechhaaren treibt.

Wolff's Hypothese, anfangs von Graber anerkannt, ist jetzt gänzlich verlassen.

Doch die Theorie der notwendigen Verknüpfung des Riech- und des Atemorganes hat noch nicht die verdiente Ruhe gefunden; denn wenn auch betreffs der Insektenriechorgane die Anschauungen sich jetzt geklärt haben, so taucht doch immer noch von Zeit zu Zeit die Vermutung auf, es möchte das Riechorgan der Schnecken und sonstiger Mollusken mit den Atmungsorganen zusammenhängen. Versuche in dieser Hinsicht fehlten bisher ganz. Ich habe solche angestellt und habe jene Vermutung keineswegs bestätigt gefunden.

In Wirklichkeit steht die Sache so, dass ein Zusammenhang zwischen Atmung und Riechen weder an sich notwendig, noch auch erfahrungsgemäss überall vorhanden ist. Notwendig ist, dass die Riechstoff-geschwängerte Luft zu den Endapparaten des Riechnerven gelangt. Diesen Zweck zu erreichen, hat die Natur die sämtlichen drei denkbaren Wege eingeschlagen: entweder gelangen die riechenden Dämpfe durch einfache Diffusion, unterstützt von zufälligen Luftströmungen, zu den Riechorganen, oder die Dämpfe werden durch einen besonderen Mechanismus zu diesen hinbewegt, angesaugt, oder endlich die Riechorgane werden in der Luft hin- und herbewegt, so dass sie mit den Riechstoffen in ausgiebige Berührung kommen; denselben Zweck erreichen die Tiere, welche ein Riechorgan in der Nase haben, durch stossweises Einziehen der Luft, „Schnüffeln."

Den ersten Modus treffen wir z. B. bei den Landschnecken und landbewohnenden Würmern, wenn auch, namentlich bei den ersteren, schon die Riechorgane aktiv etwas bewegt werden, den zweiten bei Wirbeltieren, den dritten bei den Insekten.

Die Bewegung, welche von Tieren aktiv entweder der Atemluft oder den Riechorganen gegeben wird, hat den Zweck, erstens zahlreichere riechende Gasteile mit dem Riechorgane in Berührung zu bringen, zweitens aber durch wiederholte raschfolgende Berührung mit jedem einzelnen Gasteilchen den Reizeffekt zu steigern. Es ist klar, dass der angestrebte Zweck gleich gut erreicht wird, wenn z. B. die Fühler einer Schlupfwespe in konstanter zitternder Bewegung sind, wie wenn ein Säugetier die Luft in seine Nase schnüffelnd einzieht.

Es giebt Insekten, denen diese beiden Möglichkeiten des Luftwechsels fehlen, indem ihre Riechorgane nur geringer aktiver Bewegung fähig sind (*Musciden*, *Lepidopteren*). Man wird erwarten dürfen, dass diese Tiere im Ruhestande nicht fein riechen. Das Experiment bestätigt die Vermutung, gleichwohl können diese Tiere im Fluge ein äusserst scharfes Riechvermögen besitzen; die rasche Vorwärtsbewegung ersetzt dann schon einigermassen die aktive Bewegung der Fühler. Besonders wichtig wird es auch sein, dass das ganze Tier, und mit ihm die Fühler, während des Fluges nicht ruhig dahin schweben, sondern wenigstens bei den Insekten mit schnellem Flügelschlage, in steter vibrierender Bewegung sich befinden, welche dasselbe leistet, wie das aktive Vibrieren der Ichneumonidenfühler.

Aus dem Gesagten geht wohl zur Genüge hervor, dass, wenn Experimente die Lokalisation des Riechvermögens getrennt vom Atmungsorgane nahelegen, der Mangel aktiver Luftzufuhr durch die Atmung jedenfalls kein Grund zum Zweifel an der Richtigkeit dieses Resultates ist.

Man hat weiterhin behauptet, integrierender Bestandteil eines Riechorganes sei eine befeuchtete Schleimhaut, deren Drüsensekret besondere Eigenschaften haben müsse, (z. B. Wolff's Riechschleimdrüse der Biene). Diese von anthropomorphisierender Tendenz eingegebene Behauptung ist durchaus willkürlich und nicht zutreffend. Wir haben eine viel zu geringe Kenntnis von den beim Riechen und Schmecken sich abspielenden Vorgängen, um solche Erklärungsversuche in anderer als in hypothetischer Form aufzustellen. Man kann die Wirkungsweise der Riechstoffe durch eine Hypothese zu erklären suchen, muss aber dann die Hypothese den Thatsachen anpassen, und nicht umgekehrt die Thatsachen läugnen, die nicht zur Hypothese stimmen; und Thatsachen sind es, die Perris u. A. schon lange festgestellt haben: Insekten riechen eben auch ohne Schleimhaut.

In ähnlicher Weise, wie man Riechen und Atmung in Zusammenhang brachte, aber vielleicht mit mehr Berechtigung, betrachtete man den Geschmackssinn als an den Eingang des Nahrungskanals, den Mund geknüpft. Die teleologische Auffassung der Bedeutung sowohl des Schmeck- wie des Riechvermögens erfreut sich einer besonderen Popularität, und zwar wird der teleologische Begriff dabei etwas plump angefasst. Man hat diese Anschauungsweise etwa in den Satz zusammen gefasst: der Geruchssinn ist der Wächter des Respirationsapparates, der Geschmack der Wächter des Darmkanals.

Diese Auffassung ist eine ganz einseitige und desshalb unzureichende. Sie lässt wichtige Funktionen der beiden Sinne ganz ausser Acht. Nicht einmal die Funktionen der menschlichen chemischen Sinne charakterisiert sie genügend. Es ist überhaupt zu beachten, dass es eine vom teleologischen Standpunkte ausgehende Definition der einzelnen Thätigkeiten des Riech- und Schmeckvermögens nicht in allgemeiner Fassung geben kann, sondern dass sie für jede Tiergattung anders lauten müsste. Was man über den Zweck des chemischen Sinnes im allgemeinen sagen kann, ist in der obenstehenden Definition desselben ausgesprochen (pg. 49). Was darüber hinausgeht, gilt nicht mehr allgemein für alle Tiere.

Die Bedeutung des Riechorganes als Schutzmittel für den Respirationstraktus ist bekanntlich eine der nebensächlichsten und zweifelhaftesten. Weder ist Zusammenwirken mit der Atmung für das Riechen notwendig, wie wir sahen, noch ist die Atmung auf den Schutz des Riechorganes angewiesen. Richtiger ist es, dass das Schmeckvermögen bei der Nahrungsaufnahme von Wert ist. Neuerdings aber, wo man auch Schmeckvermögen an anderen Stellen als am Munde kennt, ist auch die Beziehung zwischen Nahrungsaufnahme und Geschmackssinn nicht mehr ausreichend, um diesen Teil des chemischen Sinnes gegen den andern, den Geruch, abzugrenzen.

Nachdem so auch der Versuch fehlgeschlagen, aus dem Zweck oder der Aufgabe der beiden Teile des chemischen Sinnes eine Definition derselben herzuleiten, welche geeignet wäre, eine scharfe Abgrenzung beider zu gestatten, wie wir sie brauchen, bleibt noch ein Gesichtspunkt zu berücksichtigen. Der Auffassung mancher Physiologen wird es entsprechen, wenn man sagt: Geruchs- und Geschmackssinn sind dadurch absolut scharf geschieden, dass ihre Sinnesapparate verschiedene spezifische Energien besitzen, dass die von beiden Sinnen vermittelten Empfindungen verschieden sind.

Ich kann dem nicht zustimmen. Indem ich zunächst davon absehe, dass ich die spezifische Verschiedenheit der Geruchs- und Geschmacksempfindungen beim Menschen nicht anerkenne (worauf ich sogleich zurückkommen werde), ist zu betonen, dass wir, indem wir jene Unterscheidung der beiden Sinne als die massgebende ansehen, die Möglichkeit aus der Hand geben, vergleichende Untersuchungen über Geruch und Geschmack bei Tieren anzustellen: Wir könnten ja nie sagen, ob im einzelnen Falle das Tier eine Geschmacks- oder Geruchsempfindung gehabt hat.

Nach den einleitenden Bemerkungen über die Unterscheidung der Sinne überhaupt erscheint es mir zweckmässig und notwendig, dasselbe Prinzip, nach dem die Sinnesthätigkeiten in vier Primitivsinne getrennt wurden, auch zur Unterscheidung der beiden Unterabteilungen des chemischen Sinnes zu verwenden. Geruch und Geschmack gehören insofern zusammen, als sie beide durch chemische Sinnesreize in Thätigkeit gesetzt werden: Sie bilden somit zusammen den chemischen Sinn oder die chemischen Sinne.

Das Unterscheidungsprinzip zwischen den beiden Teilen muss nun wieder die Reizform sein, denn — und hiermit komme ich auf meine oben ausgesprochene Behauptung zurück — *spezifisch durch die Empfindungsqualität getrennt sind die beiden Sinnesthätigkeiten des Riechens und Schmeckens nicht.*

Ich will nicht so sehr darauf Wert legen, dass nach meinem subjektiven Urteil die ausgeprägten Geruchsempfindungen den Geschmacksempfindungen weit eher vergleichbar sind, als jeder anderen Gattung von Sinnesempfindungen. Am wichtigsten scheint mir vielmehr folgende Thatsache, die allgemein bekannt ist: Eine grosse Zahl derjenigen Eindrücke, die für gewöhnlich als Geschmacksempfindungen aufgefasst und bezeichnet werden, werden in Wirklichkeit durch den Geruch perzipiert. Aber selbst demjenigen, welcher dieser Thatsache vollständig sich bewusst ist, ist es nicht möglich, in dem Wesen dieser sogenannten aromatischen Geschmacksarten einen durchgreifenden Unterschied gegenüber den wirklichen Gesckmackseindrücken ausfindig zu machen. Man mag es sich so klar machen, wie man will, dass man Vanille nicht schmeckt, sondern riecht: sowie man sie im Munde hat und sie als solche erkennt, glaubt man sie zu schmecken und nicht zu riechen. Es kommt ein weiterer Umstand hinzu: Die meisten Menschen leben ruhig im Glauben, sie schmecken diese Stoffe, das Organ der Wahrnehmung für sie befinde sich im Munde. Die Empfindung wird also ganz falsch lokalisiert. Auch auf die Natur der Empfindung ist diese falsche Lokalisation von Einfluss, wie folgende Beobachtung zeigt, die ich an mir mache, die aber auch für andere zutreffen wird. Folgende drei Versuche gehören zusammen:

I. Ich rieche an einem duftenden Stoffe, (welcher der Reinheit des Versuches halber am besten ein chemisches Individuum, kein Gemisch ist, und geschmacklos sein muss, etwa Vanille, Naphthalin), indem ich ihn vor die Nase halte, die Luft einziehe und mir den Geruch möglichst genau einpräge.

II. Von demselben Stoffe bringe ich eine kleine Quantität in den Mund, etwa in Wasser gelöst; zunächst empfinde ich gar nichts, als die Gegenwart des Wassers im Munde. Mache ich nun aber Schluckbewegungen, so glaube ich den in Wirklichkeit geschmacklosen Stoff ganz deutlich im Munde, an Zunge und Gaumen wahrzunehmen, und zwar mit einem ganz spezifischen „Geschmack“. Zugleich aber erscheint mir die Natur der Empfindung anders als im ersten Versuche. Dies ist eine Sinnestäuschung, die nur dadurch bedingt ist, dass ich im einen Falle (I) genau weiss, dass ich den Stoff rieche, während ich mich im zweiten Falle nicht von der gewohnten Vorstellung los machen kann, dass ich den Stoff im Munde wahrnehme, dass ich ihn also schmecke. Diese falsche Vorstellung reicht aus, der Empfindung eine besondere Färbung zu geben.

III. Ich halte den Riechstoff vor den offenen Mund und sauge die riechende Luft durch diesen ein, ohne etwas in die (am besten zugehaltene) Nase gelangen zu lassen. Jetzt schliesse ich den Mund bei noch zugehaltener Nase, und empfinde noch gar nichts von dem Riechstoff. Jetzt lüfte ich bei geschlossenem Munde das Gaumensegel, öffne gleichzeitig die Nase und empfinde sofort den charakteristischen Eindruck des betreffenden Geruchs. Dabei ist die Lokalisation äusserst unvollkommen, — selbst bei scharfer Aufmerksamkeit vermag ich den Ort der Wahrnehmung nicht zu erkennen. Die Empfindung selbst erscheint mir wieder anders gefärbt als in Versuch I und II. Auch diese scheinbare Verschiedenheit scheint mir nur auf der ungleichen Lokalisation zu beruhen. Im Falle I weiss ich, ich rieche den Stoff mittelst der Nase, im Falle III bin ich völlig desorientiert, denn dass mir sehr häufig riechende Dämpfe in die Choanen vom Rachen aus aufsteigen, das sagt mir der Verstand, aber ich fühle es nicht, und darum wird mein Urteil verwirrt, wenn ich einmal bewusster Weise Gerüche von hinten her in die Nase kommen lasse. In dem Falle II, wo ich die riechende Flüssigkeit im Munde habe, weiss ich dies, und erwarte nun, ich würde, wenn überhaupt eine Empfindung, eine Geschmacksempfindung haben, und wenn nun, bei Öffnung des hinteren Zuganges zur Nase, die Empfindung eintritt, glaube ich, es sei eine Geschmacksempfindung und lege ihr noch obendrein Eigenschaften bei, die sie nicht hat. Denn ich empfinde den gleichzeitigen Kontakt an Zunge und Gaumen mit der Flüssigkeit und vermenge diesen Eindruck mit jenem. Ob also eine Empfindung dem Geruchs- oder Geschmackssinne angehört, entscheidet man in irgendwie schwierigen Fällen nicht nach der Natur der Empfindung, sondern nach dem Orte, wo diese (scheinbar) zustande kommt.

Dies zur Illustration des Satzes, dass der menschliche Geruchssinn nicht durch die spezifische Natur der Empfindungen vom Geschmackssinne geschieden ist. *Nur der Aggregatzustand des Reizstoffes ist das unterscheidende, wozu in den meisten Fällen noch eine örtliche Trennung der Stelle der Perception kommt, indem die eine sinnesempfindliche Stelle nur von gasförmigen, die andere von flüssigen und festen Reizstoffen berührt wird.* Aber selbst die Verschiedenheit des Aggregatzustandes des Reizstoffes trennt beide Sinne nicht scharf; denn, wie schon erwähnt, vermögen auch flüssige Stoffe den Riechnerven und bekanntlich auch gasförmige (Chloroformdampf) den Geschmacksnerven zu erregen. Da dies jedoch experimentell erzeugte Vorgänge nicht natürlicher Art sind, haben wir dieselben nicht zu berücksichtigen, sondern nennen *Riechen*: die Fähigkeit dampfförmige Stoffe wahrzunehmen und zu unterscheiden, *Schmecken*: dieselbe Eigenschaft flüssigen Stoffen gegenüber.

Hieraus ziehe ich den weiteren Schluss: *Es ist nicht gerechtfertigt, bei Wasser-*

tieren neben dem Geschmackssinne noch einen besonderen Geruchssinn anzunehmen, sondern beide Funktionen fallen in eine einzige zusammen.

Im folgenden gedenke ich die Momente für und wider diese Anschauung abzuwägen.

E. Jourdan hat sich, wie ich glaube, ein grosses Verdienst damit erworben, dass er in seinem Buche über „die Sinne und Sinnesorgane der niederen Tiere“ zum ersten Male den entscheidenden Schritt that, viele der seither als Riechorgane angesprochenen Sinnesorgane von Wassertieren unter den Geschmacksorganen zu behandeln. Ich war damals (zur Zeit des Erscheinens der deutschen Übersetzung) schon zu dieser Anschauung gekommen — dass die Publikation dieser zu jener Zeit in der Hauptsache schon fertigen Arbeit so sehr sich verspätet, hängt mit ihrer Ablieferung zur Preisbewerbung zusammen) und fand in Jourdan's Schrift eine willkommene Bestätigung.

Freilich unterlässt es Jourdan gänzlich, die Begründung dieser prinzipiell wichtigen Frage zu untersuchen, sowie die möglichen Einwände zu bekämpfen.

Jourdan ist nicht der erste, der diese Ansicht ausgesprochen. Ich erwähnte schon, dass zahlreiche Forscher das Riechvermögen der Wassertiere bezweifelt haben, ohne doch der Frage irgendwie näher zu treten, und namentlich ohne die praktischen Konsequenzen zu ziehen, wie sie Jourdan und ich gezogen haben.

Ich citiere als Beispiel einer solchen Äusserung eine Stelle aus dem ausgezeichneten von Bidder geschriebenen Artikel „Riechen“ in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie:

„Man hat auch von einer Verbreitung der Riechstoffe im Wasser gesprochen; in dieser Ausdrucksweise verbirgt sich eine Unklarheit der Begriffe. Dass abgelöste Partikeln eines sonst riechenden Körpers durch eine tropfbare Flüssigkeit sich ausbreiten können, ist nicht zu leugnen. Aber eben dadurch hören sie auf, riechbar zu sein. Der Riechstoff muss luftförmig sein, durch Luft uns zugeführt werden, sonst ist er nicht riechbar, und wenn Wasser Geruchsempfindung hervorrufen kann, so beruht es eben darauf, dass Partikeln desselben verdunsten, und das Riechbare mit sich fort in die Atmosphäre führen. Dass das mit Riechstoffen geschwängerte Wasser unmittelbar als tropfbare Flüssigkeit Geruchsempfindung erzeugen könne, hat man namentlich durch den Umstand beweisen wollen, dass Fische dem Köder auf ziemliche Entfernung nachgehen. Doch darf hier noch immer dem Zweifel Raum gegeben werden, dass es schwer zu entscheiden ist, ob diese Tiere dabei durch den Geruch oder nicht vielmehr durch das Gesicht oder den Geschmack geleitet werden. So lange nicht der Beweis geliefert wird, dass jemand bei einem continuirlich durch die Nase gehenden und dieselbe völlig anfüllenden Wasserstrom die in letzterem etwa eingeschlossene Luft riechen könne, dürfen wir billiger Weise zweifeln, dass den Fischen und anderen nur unter Wasser lebenden Tieren ein Geruchsvermögen nach unseren Begriffen zukomme.“ —

Das gerade Gegenteil dieser Bidder'schen Anschauung, nach welcher nur flüchtige Stoffe gerochen werden, ist die Schlussfolgerung Aronsohn's (l. c.), welche dieser aus seinen Versuchen über die Riechbarkeit von Flüssigkeiten zieht und deren Sinn kurz formuliert ist: auch geruchlose Stoffe sind riechbar! Aronsohn weist experimentell nach, dass es ein grosser Irrtum ist, wenn man glaubt, Salze, wie Chlornatrium oder Magnesiumsulfat, riechen nicht; in geeigneter Lösung in die Nase gebracht, erzeugen sie vielmehr eine deutliche Geruchsempfindung. Ich kann die Thatsache bestätigen, möchte mich aber davor hüten, die Konsequenz zu ziehen, wie sie Aronsohn zieht. Wenn man den Kopf vorn über beugt und die Nase mit der Salzlösung füllt, ist dies ein Zustand, der nicht als

normal bezeichnet werden kann, und es ist daher nicht wohl möglich, die Bezeichnung eines normal-physiologischen Vorganges auf ihn zu übertragen. Ich möchte daher die bei diesem Versuche sich abspielende Sinnesthätigkeit so wenig „Riechen" nennen, wie ich einen Faustschlag ins Gesicht darum „sichtbar" nenne, weil er, das Auge treffend, Lichtempfindung hervorruft.

Wir haben daran festzuhalten, dass normalerweise schmeckbare Stoffe flüssig oder wenigstens in dem die Schmeckorgane eventuell bedeckenden Sekrete löslich sein müssen, riechbare Stoffe gasförmig oder dampfförmig, also flüchtig sein müssen. Das letztere ist darum nötig, weil das Riechorgan in den meisten Fällen frei in die Luft ragt und die Gegenstände nicht berührt; die chemisch-wirksamen Bestandteile derselben müssen daher, um Erregung zu erzeugen, in die Luft übergehen. Ob es nötig ist, dass sie sich auf den Riechorganen wieder verdichten, wie es auf feuchten Schleimhäuten wohl geschehen muss, wissen wir nicht. Die trockenen Riechorgane der Insektenfühler sprechen nicht zu Gunsten dieser Annahmen.

Die näheren Bedingungen der Riechbarkeit eines Stoffes kennen wir nicht. Man weiss, dass nicht alle flüchtigen Stoffe riechbar, nicht alle flüssigen schmeckbar sind. Aronsohn stellt als Bedingung für Riechbarkeit auf, die Riechstoffe müssten zusammengesetzt sein, die Elemente riechen nicht. Mit welcher Berechtigung Aronsohn die Riechbarkeit des Chlor, Brom, Jod, Fluor, Ozon, (Arsen? Phosphor?) leugnen zu dürfen glaubt, teilt er leider nicht mit.

Ganz anders stellt sich G. Jäger die Sache vor. Ihm ist sogar das Gold ein Riechstoff: — Hunderte von Schülern und Zuhörern haben nach Jäger's Aussage „sogar die jenseits aller Vorstellung liegende . . ." „500. Potenz (!) von metallischem Gold" „nicht nur gerochen, sondern sogar geschmeckt". — „Also der Mensch kann recht wohl, er will nur nicht" (!!) (G. Jäger, homöopathische Verdünnung, Stuttgart 1889 pg. 36).

Es erhebt sich nun die Frage, welche Gründe es für die Annahme giebt, dass die Bedingungen der Riechbarkeit einer Substanz auch im Wasser erhalten bleiben können, dass somit Riechstoffe und Schmeckstoffe auch im Wasser noch etwas verschiedenes darstellen.

Ganz kurz kann ich mich bezüglich der Anschauung fassen, welche sich zuweilen bemerklich macht, und für welche ich als Beispiel eine Äusserung Aronsohn's angeführt habe, der Anschauung, als ob das Riechen vor dem Schmecken die Eigenschaft voraus hätte, dass die Riechstoffe auf die Entfernung hin wirkten, die Schmeckstoffe nur bei Kontakt. Oberflächlich betrachtet trifft dies für Lufttiere zu, indem die Luft als Trägerin der Riechstoffe eine allseitige und freiere Beweglichkeit hat, als Flüssigkeiten, und vor allem deshalb, weil die Gase das Bestreben der Diffusion, der gleichmässigen Mischung haben, welches den Flüssigkeiten nahezu fehlt. Für die Verhältnisse im Wasser könnte jene Eigenschaft der Gase und Dämpfe, mithin der Gerüche, nur dann in dem obigen Sinne verwertet werden, wenn sie die weitere Eigenschaft hätten, das Wasser in ähnlichem Masse widerstandslos zu durchdringen, wie es der hypothetische Äther durchdringt. Dies ist aber bekanntlich nicht der Fall.

V. Graber (118) hat die Frage des Riechens im Wasser von einer andern Seite in Angriff genommen, welche ihm ein neues Licht auf den Gegenstand zu werfen schien. Graber untersuchte die Einwirkung von (Luft-)Riechstoffen auf aus dem Wasser genommene Wassertiere, sowie auf solche, die im Begriffe sind, das Wasser zu verlassen. Ich habe die Versuche Graber's nachgemacht, auf andere Tiere und andere Reizstoffe ausgedehnt und die Versuchsmethoden zum Teil abgeändert. Die Ergebnisse im Einzelnen sind weiter unten im speziellen

Teile angegeben und weichen von denjenigen Graber's wenig ab. Ich lege auf diese Versuche wenig Wert, und betrachte sie namentlich als keineswegs geeignet, einen Unterschied zwischen Riech- und Schmeckvermögen, bezw. den beiden Arten der Sinnesorgane aufzudecken. Wo ich die Einwirkung flüssiger und dampfförmiger Reizstoffe bei Wassertieren neben einander untersucht habe, habe ich niemals für die Aufnahmestellen der beiden Reizarten getrennte Lokalisation gefunden. Geruchsempfindliche Stellen bei Wassertieren waren stets auch für Geschmackseindrücke empfänglich.

Auf einen Punkt in den Mitteilungen Graber's muss ich hier, seiner principiellen Wichtigkeit halber, näher eingehen. Graber betont die Möglichkeit der Wirkung der Luftriechstoffe durch eine Wasserschicht hindurch. Er sagt wörtlich (118 pg. 387):

„Voran stelle ich zunächst eine Thatsache, die für die richtige Erkenntnis der Perception von Luftriechstoffen unter Wasser von Wichtigkeit ist. Bei *Lymnaea*, *Paludina*, *Planorbis* und anderen Wasserschnecken gelang es mir zu konstatieren, dass sie auf diverse ihnen über dem Wasserspiegel (an einem dünnen Glasstäbchen) möglichst nahe gebrachte Riechmaterie, (wie z. B. *Ol. rosae, thymi,* Birnäther, *Assa foetida* etc.) durch Zurückziehung ihres Weichkörpers im Mittel schon nach einer halben bis 5 sec reagieren und zum Teil auch dann, wenn zwischen dem Riechbaren und dem Perceptionsorgane eine Wasserschicht von 1—2 mm sich befindet.“ —

Ich habe ähnliche Versuche an zahlreichen Schnecken und Würmern gemacht, muss aber gleich hinzufügen, dass ich eine momentane Einwirkung durch eine 2 mm tiefe Wasserschicht selbst bei den stärkst wirkenden Stoffen nie wahrnahm. Sicher ist jedoch, dass nicht nur im Wasser leicht lösliche Stoffe (Alkohol),[1]) sondern auch wenig lösliche Stoffe (Chloroform, ätherische Öle) durch eine Wasserschicht (von gegen 1 mm Dicke) hindurch fast momentan reizend wirken können.

Die oben citierten Sätze aus der Abhandlung Graber's glaube ich so verstehen zu müssen, dass Graber durch die erwähnten Versuche zu der Ansicht gekommen ist, Luftriechstoffe seien auch unter Wasser riechbar, und zwar in der Weise, dass das Wasser die Ausbreitung der riechenden Dämpfe in ähnlicher Weise gestatte, wie die Luft. Ich meine, jene Versuche geben im Gegenteil Anlass zu betonen, dass die reizenden Stoffe nur eine ganz dünne Wasserschicht durchdringen, von weiterem Vordringen aber abgehalten werden, fast wie von einem festen Körper. Eine Durchdringung des Wassers durch Gase und Dämpfe als solche, etwa in der Weise, wie der hypothetische Äther alle Stoffe durchdringt, ist nicht denkbar, ebensowenig Mischung von Gas und Wasser, wie sich 2 Gase mischen und gegenseitig verdrängen können. Gase können, soviel wir wissen, im Wasser nur in zweierlei Gestalt vorhanden sein, entweder grob mechanisch in Blasen zurückgehalten, oder absorbiert (gelöst). Ich glaube aber, bei den genannten Versuchen Graber's und den meinigen wirken die riechenden Stoffe gar nicht in Gasform, sondern als Flüssigkeiten. Die verwendeten Substanzen sind bei Zimmertemperatur flüssig, aber verdampfbar. Von dem mit Äther und dergleichen befeuchteten Glasstabe strömen die Dämpfe mit Heftigkeit gegen die Wasserfläche, speziell bei Äther und Benzol so energisch, dass das Wasser in deutlich strömende Bewegung gerät und leichte schwimmende Teilchen irgend welcher Art von dem Riechstoff abgestossen zu werden scheinen.

---

[1]) Von mehreren Experimentatoren, so auch von Graber (s. o.) wird *Asa foetida* als flüssiger Riechstoff verwendet: sollte sie in alkoholischer Tinktur verwendet sein? Mehrfach habe ich gefunden, dass alkoholische Tinkturen zu Riech- und Schmeckversuchen angewendet wurden, und muss darauf hinweisen, dass in solchen Fällen die Wirkung des Alkohols diejenige des betreffenden Riech- oder Schmeckstoffes weit überwiegt. Alkoholdämpfe reizen so heftig, dass sie zu derartigen Versuchen nicht geeignet sind. Ich selbst habe anfangs wiederholt jenen Fehler gemacht.

Bei der Berührung mit der kalten Wasserfläche kondensieren sich die Dämpfe; manche der so verdichteten Flüssigkeiten mischen sich ohne weiteres mit dem Wasser (Essigsäure, Ammoniak) und gelangen so zur Reizwirkung in derselben Weise, wie wenn man ihre wässerige Lösung einfach hätte zufliessen lassen.

Von den letztgenannten Stoffen etwas verschieden verhalten sich diejenigen, die bei der Mischung mit Wasser heftige Wirbelbewegungen veranlassen, wie Alkohol, Äther, Chloroform. Durch die oberflächlichen Wirbel werden die kondensierten Flüssigkeitsteilchen sofort in die tieferen Schichten gerissen und gelangen so rascher und energischer zur Wirkung als die Stoffe der ersten Gruppe (Ammoniak und Essigsäure). Diese Thatsache ist indessen vielleicht auch zum Teil dadurch zu erklären, dass die Stoffe der zweiten Gruppe leichter flüchtig sind als die der ersten, und so gleich grössere Mengen auf einmal zur Wirkung kommen. Beim Chloroform liegt noch der besondere Fall vor, dass es, viel schwerer als Wasser, unterzusinken strebt. Ob so kleine Mengen, wie sie an der Wasserfläche sich kondensieren werden, übrigens wirklich untersinken, ist mir zweifelhaft; lässt man nämlich einen kleinen Tropfen Chloroform aus sehr geringer Höhe ins Wasser fallen, so sinkt er meistens nicht unter, sondern verbreitet sich wie Öl an der Oberfläche. Offenbar ist die Oberflächenspannung des Wassers stark genug, um das Gewicht des in Wasser sehr wenig löslichen Tropfens zu überwinden.

Die ätherischen Öle bilden eine dritte Gruppe von Riechstoffen, die der in Wasser fast unlöslichen. Sie sind durchgängig leichter als Wasser und breiten sich auf demselben in dünner Schicht aus. Sie wirken ebenfalls „durch eine Wasserschicht hindurch“ reizend. Der Grund liegt wahrscheinlich ebenfalls in Wirbelbewegungen, welche Teilchen in die Tiefe reissen. Die Wirbel entstehen aber hier nicht oder nicht allein durch Lösung oder Mischung mit dem Wasser, sondern vielleicht eher durch die plötzliche Änderung der Oberflächenspannung und die rasche Ausbreitung auf der Oberfläche, welche auch Verschiebung nach der Tiefe bedingen wird.

Ich habe noch einen neuen Weg eingeschlagen, um festzustellen, wie es sich mit der Verbreitung riechender Stoffe im Wasser und mit ihrer Riechbarkeit daselbst verhält. Ich brachte stark riechende, dabei im Wasser gar nicht oder ganz wenig lösliche Stoffe ins Wasser, und setzte empfindliche Wassertiere in denselben Behälter. Wasserkäfer, Wasserschnecken und selbst die so empfindlichen Egel werden nicht in bemerkbarer Weise beunruhigt, wenn sich in ihrer Nähe ein grosses Stück Campher oder ein Naphthalinkristall (beide müssen ihres geringen spezifischen Gewichtes wegen beschwert werden) sich befindet; ich sah Egel um den Campher ganz ungeniert herumkriechen. Berührten sie ihn mit den Lippen direkt, so schien sie das zu reizen, denn sie setzten sich nie daran fest, ebenso nicht an Naphthalin. Aber nicht die geringste Fernwirkung war zu bemerken, selbst nicht bei grossen Tropfen Chloroform, welche sich auf dem Boden des Gefässes befinden, und aufs heftigste reizen, sowie sie den Körper eines der genannten Tiere direkt berühren.

Ein ganz besonders günstiges Versuchsobjekt fand ich in dem im allgemeinen sehr ruhigen, dabei chemisch äusserst reizbaren *Amphioxus lanceolatus*, welcher in grosser Zahl mir zu folgenden Versuchen diente.

Zunächst überzeugte ich mich, dass Chloroformwasser (hergestellt durch Schütteln von einem Tropfen Chloroform mit Seewasser, Absetzen lassen, Abgiessen) auf den *Amphioxus* deutlich reizend wirkt. Nun brachte ich eine Anzahl lebhafter Exemplare in eine Glasschale mit ebenem Boden, Seewasser und Sand. Sodann liess ich mit einer Glaspipette einzelne Tropfen Chloroform auf den Boden der Schale fliessen, wo dieselben in Gestalt abgeplatteter Kugeln liegen blieben. Es gelingt nun leicht

mittelst eines Glasstabes oder einer Nadel, einen Tropfen auf dem Boden zu verschieben, oder umgekehrt, vorsichtig einen *Amphioxus* in die Nähe des Tropfens zu schieben, ohne dass diese vorsichtige Bewegung den *Amphioxus* reizte. Man kann auf diese Weise den Chloroformtropfen einem *Amphioxus* auf kleinste Entfernungen, etwa 1/2 mm, nähern, ohne dass selbst im Verlaufe von Minuten eine Reizwirkung des Chloroforms durch das Wasser hindurch nachweisbar wäre. Der *Amphioxus* bleibt, wenn er im übrigen nicht gestört wird, unbegrenzt lange in der Nachbarschaft des Tropfens liegen. Nähert man aber den Tropfen noch mehr, bis er das Tier berührt, so wird dasselbe sofort heftig erregt und schnellt sich fort. Wird einer der ruhenden *Amphioxus* aufgejagt, und fällt, wenn er sich wieder niedersinken lässt, auf einen solchen Chloroformtropfen, so schnellt er sich rasch wieder in die Höhe; sind die Tropfen am Boden zahlreich, so kommt ein einmal aufgejagtes Tier oft lange nicht mehr zum Liegen.

Ein Parallelversuch war der folgende: In einer flachen Glasschale befand sich eine Schichte Sand, in und auf diesem eine Anzahl *Amphioxus* in flachem, 1/2 cm tiefem Wasser. Zuvor hatte ich mich an anderen Exemplaren überzeugt, dass Rosmarinöl-Seewasser stark am ganzen Körper reizt. Ich liess nun vorsichtig einige Tropfen Rosmarinöl auf das Wasser fallen, welche nicht wie Chloroform untersinken, sondern das Wasser in zusammenhängender Schicht bedecken. Die einzelnen Lanzettfischchen kommen der Ölschicht oft ganz nahe, wenn sie, halb im Sande vergraben, den Kopf in die Höhe strecken. Gleichwohl reizt das Öl nicht, selbst in Minuten nicht.

Wird aber eines der Tiere irgendwie aufgejagt und bewegt sich lebhaft, so kommt es in Berührung mit dem reizenden Stoffe, schnellt sich heftig umher, verteilt dadurch das Öl immer mehr und nun werden alle Exemplare wild und schnellen sich im Wasser und dem ätherischen Öle umher und gehen rasch zu Grunde. Ohne Störung, in Ruhe, leben die Tiere unter dem Öle lange.

Diese zwei Versuche zeigen, wie gering die Diffusion so flüchtiger Körper wie Rosmarinöl und Chloroform im Wasser ist, trotzdem dass beide Stoffe in geringem Masse löslich sind. Die Luft im Wasser ist nicht in solchem Zustande vorhanden, dass sie die Verdunstung an der freien Luft flüchtiger Körper unterhalten könnte. Man kann einen Tropfen Chloroform in einem offenen Gefässe mit Wasser Wochen lang, ja wahrscheinlich Jahre lang, stehen lassen, ohne dass er verschwindet. Ich habe in Wochen keine Volumverminderung bemerkt; unbedeckt von Wasser verdunstet ein solcher Tropfen in 10 Minuten. Anders ist es schon mit Kreosot, dies löst sich leichter in Wasser, „verdunstet" daher unter Wasser rascher, und teilt diesem seinen Geruch mit. Immerhin braucht ein erbsengrosser Tropfen doch mindestens monatelang zum Verschwinden. Das Verdunsten oder die Verflüchtigung unter Wasser ist nicht eine Auflösung in der im Wasser enthaltenen (absorbierten, gelösten) Luft, also Übergang in Dampfform, sondern es ist Auflösung im Wasser mit nachheriger Abgabe von diesem an die Luft. Wenn daher wässerige Lösungen eines Riechstoffes auf ein Wassertier einwirken, so ist das stets dadurch begründet, dass der Stoff im Wasser selbst sich löst, nicht in der absorbierten Luft. Campher, der sich im Wasser gar nicht löst, geht mit Wasser auch kein Verhältnis ein, in welchem er deutlich reizend auf Wassertiere wirkt. Vanillin und Cumarin aber thun es, denn diese sind (in geringem Masse) löslich, ebenso Naphthalin.

Interessant ist der Vergleich der Graber'schen Versuche (s. o. pg. 57) mit den eben beschriebenen. Gerade Rosmarinöl und Chloroform gehören zu jenen Stoffen, welche scheinbar „durch das Wasser hindurch" wirksam für die Riechorgane sind Ich habe schon oben erwähnt, wie ich dies Riechen im Wasser erkläre; nirgends aber liess sich so gut wie gerade an *Amphioxus* zeigen, dass das Wasser Gerüche nicht leitet, und dass es auf Wirbelbewegungen der sich nicht mischenden

Flüssigkeiten zurückzuführen ist, wenn gewisse Dämpfe an der Berührungsfläche zwischen Luft und Wasser ein wenig in das letztere eindringen.

Eine im bisher Gesagten mehrfach angedeutete Ansicht ist von Hunter, Et. Geoffroy St. Hilaire und in ähnlicher Weise auch von Treviranus ausgesprochenermassen vertreten worden. Genannte Forscher nahmen an, die im Wasser enthaltene Luft sei der Träger der Gerüche. Diese Anschauung lässt sich indessen mit den heutigen Kenntnissen über das Verhalten der Gase und Dämpfe zum Wasser nicht mehr vereinigen. Namentlich gibt es keinen Anhaltspunkt für die Annahme, dass im Wasser sich gewissermassen die Atmosphäre fortsetze, dass diese das Wasser durchdringe, und nun etwa im stande sei, die Riechstoffe zu verbreiten.

Alle Substanzen, welche von einem im Wasser befindlichen Gegenstande, etwa verwesenden organischen Körpern, ins Wasser übergehen, verbreiten sich in diesem durchaus nach den Gesetzen der Bewegung von Flüssigkeiten, nicht denjenigen der Gase und Dämpfe, auch wenn der betreffende Gegenstand, an die Luft gebracht, gasförmige Emanationen hätte.

Von den Gründen, welche man für die übliche Annahme getrennten Riech- und Schmeckvermögens auch bei den Wassertieren anführen kann, möchte ich nur dem einen, jetzt zu besprechenden, Gewichtigkeit zuerkennen. Man kann fragen: Wenn das Riechen im Wasser nicht möglich ist und Wassertiere von chemischen Sinnesorganen nur die des Geschmackes besitzen sollen, wie kommt es dann, dass die Fische, ein ursprünglicher, stets im Wasser lebender Tierstamm, schon das Organ besitzen, aus welchem sich beim Landwirbeltier das Riechorgan entwickelt? Beweisend für die Annahme getrennten Riech- und Schmeckvermögens bei Wassertieren ist indessen auch diese Überlegung nicht, und ich halte ihr gegenüber meine Behauptung aufrecht: es giebt kein Riechen im Wasser. Wie aber lässt es sich erklären, dass die Fische zweierlei Organe des chemischen Sinnes besitzen? — Höchst einfach ist die Sache freilich nach der Anschauung mancher Zoologen: Der erste Hirnnerv mit seinen Endorganen nimmt die Riechstoffe wahr, der Geschmacksnerv die Schmeckstoffe. Was Riech- und was Schmeckstoffe sind, wie sie sich unterscheiden, und wie die Verbreitungsart beider im Wasser sein sollte, darüber macht man sich keine Sorgen.

Ich glaube aus meinen bisherigen Erwägungen geht zur Genüge hervor, dass die Sache jedenfalls nicht so einfach und selbstverständlich ist. Zwar kann ich nicht beweisen, dass es nicht eine Verbreitungsart von Stoffen im Wasser giebt, welche von derjenigen einfach gelöster Stoffe abweicht. Ich kann aber mit vollem Rechte behaupten, dass es für letztere Annahme auch nicht den geringsten Anhalt giebt, dass vielmehr alle angestellten Experimente entschieden dagegen sprechen.

Die Fischnase[1]) ist zwar zweifellos ein Homologon der Nase der übrigen Wirbeltiere; muss sie ihr darum funktionell gleichwertig sein? Allgemein wird sie mit ihr funktionell identificiert und ohne weiteres ein Riechorgan genannt, während sie doch ganz wesentliche Unterschiede im Bau gegenüber dem Riechorgane der Landtiere zeigt. Der Fischnase fehlt die Kommunikation mit dem Rachen, die funktionelle Verknüpfung mit dem Atemapparat, ihr Sinnesepithel weicht oft weit von dem der Lufttiere ab, nähert sich vielmehr dem Geschmacksepithel. Das sind, meine ich, Gründe genug, welche dagegen sprechen sollten, die Fischnase mit der Sicherheit eines Dogma's als Riechwerkzeug anzuführen.

Dass die Thätigkeit des ersten Hirnnerven und seines Endorganes bei Wassertieren vom Riechen verschieden sein werde, geht meiner Meinung nach auch daraus hervor, dass die Cetaceen bei ihrer sekundären Anpassung an's Wasserleben ihr Riechorgan samt dem Riechnerven ganz oder bis auf

[1]) Nase hier = Endorgan des Olfactorius abkürzend gebraucht.

nutzlose Rudimente verloren haben, einer Thatsache, die auf andere Weise kaum befriedigend zu erklären sein dürfte.

Nicht einmal das ist nachgewiesen, dass der sog. *Nervus olfactorius* der Fische und Wasseramphibien dem chemischen Sinne zur Vermittelung diente, man weiss vielmehr gar nichts positives über seine Funktion. Steiner's Versuche an Haifischen, welche das Riechvermögen derselben nachweisen sollten, halte ich für nicht beweisend: weder beweisen sie Riechvermögen der Haifischnase, noch überhaupt chemische Sinnesthätigkeit derselben. Das einzige, was uns einen Anhalt zum Verständnis der Funktion der Fischnase giebt, ist deren Homologie mit der Nase, bezw. dem Riechorgan der Landwirbeltiere. Hierauf gestützt, wird man wohl sagen dürfen, dass es mit einiger Wahrscheinlichkeit anzunehmen sei, die beiden Organe hätten wenigstens die chemische Sinnesthätigkeit gemeinsam. Aus der anatomischen Verschiedenheit der beiden Sinnesorgane ist andererseits zu schliessen, dass höchst wahrscheinlich die Funktion in beiden Fällen nicht genau dieselbe sei. Die Schwierigkeit ist nun die, festzustellen, wie das sog. Riechorgan und das Geschmacksorgan der Fische sich in die Funktionen des chemischen Sinnes teilen, wenn bestritten wird, dass das erstere wirklich „riecht." Für mich ist die Annahme ausgeschlossen, dass der erste Hirnnerv der Fische die an der Luft riechbaren, flüchtigen Stoffe wahrnehme. Dass er der Wahrnehmung ganz der gleichen Stoffe, welche den gewöhnlichen Reiz des Schmeckorganes bilden, zu dienen habe, ist sehr unwahrscheinlich; wozu dann zwei anatomisch getrennte und ungleiche Organe? Ich vermute daher, dass im sog. Riechorgan der Fische und Wasseramphibien irgend eine noch unbekannte Teilfunktion des chemischen Sinnes ihr Vermittelungsorgan habe, eine Funktion, die jedenfalls nicht Riechen genannt werden kann, die aber auch von der gewöhnlichen Thätigkeit des Schmeckens irgendwie abweichen muss, zwar nicht durch den spezifischen Charakter der Empfindung, aber durch die Bedingungen, unter welchen das Organ in Thätigkeit tritt.

Dass der chemische Sinn in einer solchen uns bis jetzt unbegreiflichen Weise funktionieren könne, wird dadurch um vieles plausibler, dass man bedenkt, wie auch für die Seitenorgane der Fische und Amphibien die Annahme einer unbekannten Teilfunktion des mechanischen Sinnes ganz unumgänglich ist. Die Seitenorgane zeigen, dass im Wasser die Funktionsbedingungen der Sinne von den in der Luft obwaltenden Verhältnissen weit genug abweichen, um besondere Sinnesorgane auftreten zu lassen, die den Landtieren fehlen. Die vom Fischolfactorius versehene Funktion ist gleich derjenigen des Systems der Seitenorgane offenbar so ganz an den Aufenthalt im Wasser gebunden, dass das Endorgan und der Nerv selbst die Funktion wechseln mussten, als aus den Fischen und Wasseramphibien Landtiere wurden. Dem entsprechend sehen wir schon bei den niedersten Landwirbeltieren die Verbindung zwischen Nasen- und Mundhöhle auftreten und damit die geeigneten Bedingungen für ein Riechorgan sich herstellen. Hätte das Riechorgan der Landtiere einfach dieselben morphologischen Eigenschaften beibehalten, wie sie das homologe Organ der Fische besass, so wäre mittelst dieser tiefen engen Grube die Funktion des Riechens jedenfalls nur in unvollkommener Weise erfüllt worden.

Einen wichtigen Anhaltspunkt für die Annahme, dass die Funktion der Fischnasen dem Schmecken näher steht als dem Riechen, sehe ich in der Entdeckung von J. Blaue (27, 28), welcher in der „Riechschleimhaut" vieler Fische und Amphibien wohlentwickelte Epithelknospen fand, die den Geschmacksknospen aller Wirbeltiere sehr ähnlich sind. Genannter Autor zieht aus seiner interessanten Entdeckung allerdings nicht den Schluss, dass damit ein Fingerzeig für die Erklärung der Thätigkeit des *Olfactorius* gewonnen sein könne. Blaue findet daher auch keine Schwierigkeit darin, wenn er sagt (27, pg. 298): „Wir haben anzunehmen, dass die Geruchsknospen und das Riechepithel der im

Wasser lebenden Wirbeltiere als wahre Geruchsorgane durch die im Wasser verbreiteten Riechstoffe, dass aber die dem *Nervus glossopharyngeus* angehörenden Endknospen der Mundhöhle durch die im Wasser gelösten Schmeckstoffe ihren adäquaten Reiz empfangen."

Blaue, welcher sich übrigens ausschliesslich auf morphologische Untersuchungen stützt, zweifelt also nicht an der Trennung der chemischen Reize in Riech- und Schmeckstoffe, ohne freilich angeben zu können, worin der Unterschied zwischen beiden besteht. Aus den zitierten Worten geht hervor, dass Blaue die Schmeckstoffe sich in Wasser gelöst denkt, für die Riechstoffe eine andere Art von Verbreitung im Wasser annimmt. Dem gegenüber kann ich nur das Gesagte wiederholen: für die Annahme einer Verbreitung von Riechstoffen im Wasser, ohne dass dieselben im Wasser gelöst wären, fehlt jeglicher Boden, und die herkömmliche Behauptung, dass die Fische riechen könnten, steht rein in der Luft.

Ich bin weit davon entfernt, die Entdeckung von Epithelknospen in der Fischnase für beweisend dafür zu halten, das *Olfactorius* und *Glossopharyngeus* beide als gleichwertige Geschmacksnerven zu betrachten wären, vielmehr nehme ja auch ich an, dass beide unter verschiedenen Bedingungen in Thätigkeit treten. Dagegen vermute ich, dass die Zusammenordnung des Sinnesepithels zu Knospen in irgend einer uns nicht bekannten Weise die Perzeption flüssiger chemischer Reizstoffe begünstigt, und dass somit sowohl die Endapparate des *Olfactorius* wie die des *Glossopharyngeus* wirklich diese Funktion haben und sich in dieselbe in unbekannter Weise teilen.

Ich komme auf die Frage des chemischen Sinnes der Fische und Amphibien im speziellen Teile zurück, und fasse meine Folgerungen bezüglich des hier Erörterten folgendermassen zusammen:

Wir können mit grösster Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die Endknospen des *Glossopharyngeus* im Munde der Fische und Amphibien dem chemischen Sinne, und zwar dem Geschmacke dienen, also beim Fressen in Thätigheit treten. Wir können mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen, dass das vom *Nervus „olfactorius"* versorgte Sinnesorgan der Fische und Wasseramphibien ebenfalls dem chemischen Sinne dient; dasselbe ist sicherlich kein Riechorgan im Sinne desjenigen der Landtiere. Bei welchen Gelegenheiten es chemisch erregt wird, ist ganz unbekannt; die Art, wie es erregt wird, ist höchst wahrscheinlich der Erregungsart der Geschmacksknospen im Munde gleich, d. h. die Erregung erfolgt durch im Wasser gelöste Stoffe.

Die praktische Konsequenz, welche ich aus der Unmöglichkeit, zwischen Riechen und Schmecken der Wassertiere zu unterscheiden, ziehe, ist die, dass ich die verschiedenen Organe des chemischen Sinnes bei Wassertieren trenne nicht in Riech- und Schmeckorgane, sondern in äussere und innere Schmeckorgane. Die inneren Schmeckorgane liegen im Munde, alle übrigen sind „äussere". Die letzteren fallen somit häufig, aber nicht ausschliesslich, mit jenen zusammen, welche von anderen Autoren als Riechorgane bezeichnet werden. Manche von den äusseren Schmeckorganen, welche wir unten im speziellen Teile finden werden, sind auch von anderen Autoren (auch abgesehen von Jourdan, der bei Wassertieren, wie ich, überhaupt nur von Schmeckorganen spricht) als Schmeckorgane anerkannt.

IV. Die Bedeutung des chemischen Sinnes für die Wassertiere im Vergleich zu den Lufttieren.

Als ein allgemeines Ergebnis meiner Untersuchungen über den chemischen Sinn der Wassertiere kann ich es hinstellen, dass derselbe bei den Wassertieren im allgemeinen eine geringere Bedeutung hat, als bei Lufttieren, und dass seine Bedeutung bei jenen vielfach überschätzt wird.

Wie bei den Lufttieren ist der chemische Sinn auch bei den einzelnen Wassertieren in sehr ungleichem Masse in Anspruch genommen. Bei einigen Wassertieren ist er so gering entwickelt, dass er fast ganz zu fehlen scheint, bei anderen ist er wohl entwickelt. Doch kommt derartig feine chemische Witterungs- und Unterscheidungsfähigkeit, wie wir sie bei einzelnen Lufttieren beobachten, bei keinem Wassertiere vor.

Ich will im folgenden zunächst einmal den Fall eines Wassertieres betrachten, bei welchem der chemische Sinn gut ausgebildet ist. Als wichtigsten Punkt untersuchen wir zunächst die Art, wie ein solches Tier den chemischen Sinn bei der Nahrungssuche verwertet. Für die Besprechungen der einzelnen Tiere und ihres sinnesphysiologischen Verhaltens im speziellen Teil scheint es mir zweckmässig, bei der Thätigkeit des chemischen Sinnes (im Wasser, ganz ähnlich aber auch in der Luft) drei Phasen seiner Wirksamkeit zu unterscheiden.

1) Die erste Phase der Thätigkeit des chemischen Sinnes ist damit eingeleitet, dass von der Nahrung, welche das Tier bevorzugt, ein Extraktivstoff ausgeht, durch Diffusion, namentlich aber durch Wasserströmungen weiter verbreitet wird, und dabei chemische Sinnesorgane des Tieres, inbesondere seine äusseren Schmeckorgane trifft.

Dadurch wird das Tier davon benachrichtigt, dass sich in unbekannter Entfernung ein Nahrungsstoff befindet. Mit dieser Erkenntnis verbindet sich, wenn das Tier hungrig ist, sofort der Trieb, jene Nahrung sich anzueignen, das Tier sucht die Nahrung.

Es sucht dieselbe aber nicht mittelst des chemischen Sinnes, dies geschieht nur in besonderen, unten zu erwähnenden Fällen. Vielmehr bedient sich das Tier, durch den Geschmacksreiz erregt, seines Gesichtssinnes und seines mechanischen Sinnes (Tastsinnes). Es giebt besondere Fälle, wo diese Sinne versagen, so der Gesichtssinn bei Nacht oder überhaupt im Dunkeln. In andern Fällen sind die Organe jener Sinne wenig entwickelt, so die Organe des mechanischen Sinnes an der Schnauze der Plagiostomen im Gegensatze zum empfindlichen Munde der Teleostier. Treffen die Umstände so zusammen, dass sowohl Gesichtssinn als Tastsinn geringe Thätigkeit entfalten können, so ist das Tier beim Suchen völlig auf den Zufall angewiesen. Dies gilt z. B. für die Katzen- und Hundshaie, wenigstens wie wir sie aus den Aquarien kennen. Aktiv zu tasten vermögen die Haie wie die meisten Fische nicht, nach allgemeiner Annahme sind sie am Tage fast blind, und so sind sie darauf angewiesen, nachdem sie einmal die Nahrung gewittert haben, so lange umherzuschwimmen, bis der chemische Sinn in seiner zweiten Phase in Thätigkeit tritt.

2) Die zweite Phase. Das Tier ist durch das Gesicht, den Tastsinn oder den Zufall in die Nähe der Nahrung gelangt und fühlt nun plötzlich, dass von dem Gegenstande, welchen es unmittelbar vor sich sieht oder welchen es berührt oder betastet, jener Geschmackseindruck ausgeht,

welcher vorher seine Aufmerksamkeit erregte und es zum Suchen veranlasste. Der Geschmackseindruck nimmt plötzlich an Stärke zu oder kehrt plötzlich verstärkt wieder, wenn er seither verschwunden war und dies veranlasst das Tier, den vor ihm liegenden Gegenstand zu ergreifen, beziehungsweise, wo Greifwerkzeuge nicht vorhanden sind, mit dem Munde nach dem Gegenstande zu schnappen.

3) Dritte Phase. Der ergriffene Gegenstand gelangt in den Mund, und giebt hier eine grössere Menge seiner Extractivstoffe durch den Druck der Kiefer, der Zunge und Zähne ab; hieran erkennt das Tier, dass es wirklich die Nahrung gefunden hat, welche zuerst die Aufmerksamkeit erregte, und es erkennt etwaige Täuschung während der zweiten Phase (wenn es einen falschen Gegenstand für die Nahrung gehalten hätte, und dieser sich nun als geschmacklos oder unangenehm schmeckend erweist). Ist die Prüfung durch den Geschmack befriedigend ausgefallen, so wird jetzt der Bissen verschlungen.

Was die Wirkungsweise des chemischen Sinnes bei Landtieren von der eben beschriebenen wesentlich unterscheidet, das ist das Suchen mittelst des Geruches. Das vom Riechreiz erregte, aufmerksam gemachte Tier nimmt die Richtung wahr, aus welcher der Geruch herkommt, und folgt dieser Richtung; dabei verstärkt sich der Geruch um so mehr, je näher das Tier dem riechenden Stoffe kommt. Die zweite Phase stimmt mit der bei Wassertieren beschriebenen überein, sie ist auch noch an den Geruch geknüpft. Die dritte Phase ist wesentlich an den Geschmackssinn gebunden, doch spielt auch der Geruchssinn, wie ich glaube, in der letzten Phase bei manchen Tieren eine nicht geringe Rolle, so bei den Raupen. Es tritt hier an Stelle des Schmeckens ein Riechen aus nächster Nähe (Riechtasten). In vielen Fällen folgt darauf noch das wirkliche Schmecken.

Der Grund dieser Verschiedenheit zwischen Wasser- und Landtieren liegt in dem verschiedenen Widerstande, welchen die beiden Aufenthaltsmedien, Wasser und Luft, der Verbreitung der schmeckbaren bezw. riechbaren Extraktivstoffe der Nahrung entgegensetzen.

Wir sahen oben, dass kein Grund vorhanden ist, anzunehmen, es gebe Stoffe, welche sich vermittelst der im Wasser enthaltenen Luft verflüchtigen und verbreiten. Vielmehr folgt die Ausbreitung von Flüssigkeiten wie von Gasen und Dämpfen im Wasser den für flüssige Körper geltenden Gesetzen; denn die Gase und Dämpfe können eben im Wasser, abgesehen von grob mechanisch zurückgehaltenen Partikeln, nur in Lösung existieren und verlieren damit die Fähigkeit, den für die Bewegung der Gase und Dämpfe geltenden Gesetzen noch weiter zu folgen.

An gefärbten im Wasser löslichen Substanzen ist es gut möglich, die Diffusion zu beobachten. Bringt man einen Kristall eines Stoffes von grosser Färbekraft (Pikrinsäure, Kaliumbichromat, Bismarckbraun) in ein Glas mit Wasser und lässt dieses an kühlem Orte ruhig stehen, so wird man sehen, wie ausserordentlich langsam die Diffusion der bereits gelösten Substanz erfolgt. Die Ausbreitung der gefärbten Schichte geschieht fast ausschliesslich in horizontaler Richtung, so dass sie den Boden des Gefässes bedeckt. Die Ausbreitung in senkrechter Richtung tritt nur ein, wenn Temperaturdifferenzen oder andere Ursachen Strömungen in der Flüssigkeit erzeugen.

Als Index für die Verbreitung sich lösender Substanzen kann man bei solchen Versuchen auch empfindliche Tiere verwenden, welche die Neigung haben, sich ruhig zu verhalten (z. B. *Amphioxus*, *Asellus cavaticus*, *Niphargus*). Legt man in die Nähe eines solchen Tieres, etwa 1 cm entfernt, einen Kristall einer langsam sich lösenden Substanz (Pikrinsäure, Chlorbaryum), so dauert

es ganz beträchtliche Zeit, bis das Tier gereizt und dadurch aufgestört wird. Wird Strömung im Wasser erzeugt, so geschieht dies weit rascher. Man vergleiche mit dieser Thatsache, wie rasch der Duft einer geöffneten Äther- oder Benzinflasche ein ganzes Zimmer durchdringt, und wie ein Stückchen Naphthalin, ein Tröpfchen Nelkenöl, in die Nähe (1 cm) eines Insekts oder einer Schnecke gebracht, diese momentan reizen. Man beachte andererseits den Unterschied auch in der räumlichen Ausbreitung eines im Zimmer hingelegten Riechstoffes (etwa Jodoform) und der gelösten Substanz, welche von einem an der Wasseroberfläche irgendwie befestigten Kristalle eines farbigen Stoffes ausgeht. Im ersteren Falle riecht in kürzester Frist jede Stelle der Zimmerluft nach Jodoform, von dem Kristalle dagegen sieht man geradlinige dünne Fäden gefärbten Wassers senkrecht nach unten ziehen, um erst am Boden des Gefässes angelangt, auch horizontale Verbreitung zu gewinnen.

In Rücksicht auf diese grossen Differenzen in der Ausbreitung der flüssigen und der gasförmigen Substanzen kann es nicht mehr unverständlich erscheinen, wenn man konstatiert, dass der chemische Sinn der Wassertiere weniger wichtig ist als derjenige der Lufttiere. Erstere vermögen sich über die Herkunft eines chemischen Sinneseindruckes viel weniger leicht zu orientieren. Man sieht auch niemals, dass ein Wassertier, welches sich vorzugsweise vom chemischen Sinne leiten lässt (Haifische), sich direkt nach der Stelle hinwendet, von wo der betreffende Geschmackseindruck ausgegangen ist. Die Leichtbeweglichkeit der Gasteilchen bedingt es, dass um einen an der (ruhigen) Luft liegenden riechenden Stoff sich nahezu concentrische Schichten von immer weniger stark riechender Luft bilden, da die Ausbreitung radienförmig nach allen Seiten erfolgt (wenn auch natürlich nicht allseitig im gleichen Masse.) Die Schwerbeweglichkeit der Wasserteilchen lässt eine solche radiäre, concentrisch geschichtete Ausbreitung nicht aufkommen, sondern, wie wir sahen, erfolgt hier die Diffusion fast ausschliesslich in einer Richtung, oder in einer Ebene, wenn das Wasser ruhig ist. Ist das Wasser jedoch leicht bewegt, so tritt eine Erscheinung ein, welche sich ebenfalls wieder am besten an gefärbten Lösungen beobachten lässt. Es dauert geraume Zeit, ehe die Mischung eine gleichförmige ist; vorher sieht man Schichten reinen Wassers eigentümlich abwechseln mit gefärbten Schichten, die streifen- oder bandförmig sich hinziehen und durcheinanderschlingen, dabei oft ganz scharfe Abgrenzung gegen das noch farblose Wasser zeigen.

Was sich so im Kleinen zeigen lässt, wird natürlich nicht weniger zutreffen für die Ausbreitung schmeckbarer Stoffe in den Gewässern, welche Tieren zum Aufenthalt dienen. Ist das Wasser ganz ruhig und strömungslos, so wird ein von einem Nahrungsstoffe ausgehender Schmeckstoff nur äusserst langsam und spät das Tier treffen. Ist Strömung vorhanden, so kann dies sehr rasch geschehen, das Tier wird dann den Geschmackseindruck früh bemerken, wird aber nicht imstande sein, mittelst desselben direkt die Nahrung zu suchen, da die Diffusion des Geschmacksstoffes ungleichmässiger erfolgt, als die eines Riechstoffes an der Luft. Und so sehen wir denn die meisten Wassertiere mittelst anderer Sinne, meistens des Gesichtssinnes, suchen, andere es dem Zufall überlassen, ob sie bei ihrem Umhersuchen auf den Gegenstand treffen, welcher durch den von ihm ausgehenden Geschmack von weither die Aufmerksamkeit des Tieres erregte. Ein Beispiel für erstere Art des Suchens ist z. B. der Wasserkäfer (etwa *Dytiscus*), welcher mittelst Gesichts- und Tastsinnes sucht, ein Beispiel der zweiten Art die Katzenhaie, wenigstens diejenigen, die wir im Aquarium beobachten. Ich beschreibe deren Verhalten unten näher, und will hier nur erwähnen, dass diese Haie im Aquarium, den Geschmack vorgeworfener Speise witternd, so lange umherschwimmen, bis der Zufall sie dicht an dieselbe hinführt. Dann tritt die zweite Phase des Schmeckens ein, und der Hai schnappt nach der Beute. Es ist möglich und mir sehr wahrscheinlich, dass in der dunklen Meerestiefe an Stelle dieses dem Zufall

unterworfenen Suchens das Suchen mittelst des Gesichtssinnes tritt, welcher in der ungewohnten Helligkeit des Aquariumsbehälters wenig zu funktionieren vermag.

Die Hauptbedeutung des chemischen Sinnes für die Wassertiere liegt, wie ich glaube, in der zweiten Phase seiner Thätigkeit, auf welche noch ein wenig einzugehen ist. Die dritte Phase bietet keine Besonderheiten den Lufttieren gegenüber, denn sowie die Nahrung einmal im Munde sich befindet, sind die Verhältnisse bei Wassertieren die gleichen wie bei Lufttieren. Der Hauptunterschied liegt in der zweiten Phase, indem die Wassertiere die Eigenschaften des vor ihnen liegenden Stoffes schon schmecken können, ehe sie ihn ergreifen oder anbeissen. Lufttiere können dies in ähnlicher Weise auch mittelst des Geruchssinnes (speziell mittelst des Riechtastens [216 pg. 26 und 33] oder des *odorat au contact* [Forel]) erreichen. Der Unterschied ist aber der, dass die Riechorgane (meistens) nicht die gleichen Eigenschaften zu erkennen gestatten, wie die Schmeckorgane, und dass daher das Tier am Geruche der Speise eine angenehme oder unangenehme Eigenschaft derselben noch nicht zu erkennen vermag, welche ihm erst der Geschmack verrät. Das Wassertier schmeckt aber schon „auf Distanz". Während im allgemeinen ein Lufttier nicht früher erkennt, ob einer Speise Bitterstoffe und dergl. zugesetzt sind, als bis es die Speise kostet, d. h. in den Mund nimmt, bemerkt das Wassertier die fremdartige Zumischung schon früher. Besondere Verhältnisse sind gegeben, wenn, wie bei vielen wirbellosen Lufttieren, äussere Schmeckorgane in der Umgebung des Mundes existieren. Diese gestatten die Wahrnehmung der auf den Geschmack bezüglichen Eigenschaften der Stoffe wenigstens ehe dieselben in den Mund kommen bei blosser Berührung. Dieselben Organe sind, wie ich glaube, häufig zugleich zum Riechtasten befähigt, also Wechselsinnesorgane des Geruches und Geschmackes.

Es muss hervorgehoben werden, dass die typische Ausbildung der Schmeckthätigkeit in allen ihren drei Phasen durchaus nicht bei allen Wassertieren zu finden ist. Bei Tieren, die, wie viele Würmer, keiner bestimmten Nahrung nachgehen, sondern geradezu Schlamm und Sand verschlucken, kommen die ersten zwei Phasen der Thätigkeit gar nicht in Betracht. Nur die dritte könnte eine Rolle spielen, indem sie dem Tiere zu erkennen gestattet, wenn unter den im Munde befindlichen Stoffen übelschmeckende oder reizende sich befänden. Ob das wirklich vorkommt, ist unbekannt. Bei nicht wenigen Tieren fehlt die erste Phase, d. h. die Anregung zum Suchen oder Verfolgen der Nahrung erfolgt nicht durch den chemischen Sinn. Dies gilt u. A. für die Wasserkäfer, Amphibien, und wohl die meisten Knochenfische. Alle diese Tiere sehen ihre Beute und werden dadurch zur Verfolgung veranlasst.

Ich kann nicht daran denken, in gleichem Masse ausführlich auf die übrigen Funktionen des chemischen Sinnes einzugehen, welche derselbe neben der bisher allein berücksichtigten Nahrungswahl besorgt. Da das bisher Gesagte fast vollständig auf die anderen Funktionen übertragen werden kann, will ich mich hier kurz fassen.

Eine nicht zu unterschätzende Bedeutung hat der chemische Sinn in vielen Fällen für das sexuelle Leben der Tiere, ganz besonders für das Aufsuchen des Weibchens durch das Männchen. Diese Funktion fehlt zuweilen ganz, so bei Zwittern und, was hiermit häufig zusammenfällt, bei festsitzenden Tieren, in andern Fällen ist sie sehr stark entwickelt; dies letztere dürfte vielleicht von vielen Crustaceen gesagt werden. Am geeigneten Orte komme ich auf diesen Gegenstand zurück. Auch auf einige weitere Thätigkeiten des chemischen Sinnes, welche wir kennen oder vermuten, komme ich später zu sprechen, und wende mich nach diesen Erörterungen allgemeiner Natur jetzt zum speziellen Teile meiner Untersuchungen.

Spezieller Teil.

Insekten.

Von den Insekten wähle ich als ein ausführlich zu behandelndes Beispiel die Wasserkäfer, und zwar speziell die *Dytisciden*, an denen ich am meisten histiologische und experimentelle Untersuchungen angestellt habe. Vieles von dem hier Gesagten ist ohne weiteres auch auf andere Käfer und überhaupt andere Insekten zu übertragen, bei welchen ich mich dann entsprechend kürzer fassen kann.

Wasserkäfer.

Dytiscus marginalis und Verwandte.

Mehr als andere Wasserinsekten ist gerade dieser Käfer zu unseren Versuchen und Beobachtungen geeignet. *Dytiscus* ist ein lebhaftes, leicht erregbares Tier ohne die manchen anderen Formen eigene stete Unruhe. Er hält sich sehr gut in der Gefangenschaft und ist leicht zum Fressen zu bewegen.

Meine experimentellen Untersuchungen sind ausschliesslich an einer grossen Zahl von *Dytiscus marginalis*, ♂ und ♀, gemacht, zum Studium der anatomischen Verhältnisse verwendete ich ausserdem *Acilius sulcatus*, und zum Vergleiche zog ich noch die kleineren Formen *Ilybius*, *Hyphydrus* und *Colymbetes* heran. *Acilius* eignet sich wegen seines an den meisten in Betracht kommenden Stellen glashellen, fast farblosen Chitins besonders gut zur mikroskopischen Untersuchung der unzerschnittenen Fühler und Taster, ein Vorzug, der um so höher anzuschlagen ist, weil die hochgradige Sprödigkeit des Chitins die Anfertigung von Schnitten sehr erschwert.

Versuche und Beobachtungen am unverletzten Käfer.

Die Dytisciden sind ausschliesslich auf animalische Nahrung angewiesen und sind ebenso gewandte wie gefrässige Räuber. Dabei sind sie, wenn sie nicht allzusehr ausgehungert sind, ziemlich wählerisch, sie verlangen entschieden einen Geschmack ihrer Nahrung; geschmacklose Stoffe, wie im Wasser ausgelaugtes Fleisch oder Brot verschmähen sie hartnäckig, obgleich der Nährwert desselben für sie kaum geringer sein dürfte, als wenn das Fleisch noch die den Geschmack erzeugenden Extraktivstoffe enthielte. Sie haben aber auch ihre Antipathien gegen bestimmte Geschmacksarten, welche sich keineswegs mit den ihnen schädlichen Substanzen decken. Der Instinkt für Unterscheidung nachteiliger und unschädlicher Stoffe fehlt offenbar hier, wie so oft im Tierreiche, und auch selbst beim Menschen. Einer Gesellschaft von *8 Dytiscus marginalis* hatte ich einige kleine Stücke „fromage de Brie“ gegeben, weche sie mit grossem Appetit verzehrten. Am anderen Morgen fand ich 6 tot, die 2 überlebenden zeigten noch wochenlang entschiedenes Unwohlsein und ungewöhnliches Verhalten

Ein anderesmal hatte ein *Dytiscus* eine kleine Menge einer anderen Käsesorte gefressen; bald darauf geriet er in eine Art Raserei, fuhr unter rascher Rotation um die Körperlängsaxe im Wasser umher, erholte sich indessen wieder vollständig.

Welches ist nun das Verhalten eines Wasserkäfers gegen seine gewöhnliche Nahrung?

Setzt man einen *Dytiscus* mit einem anderen, nicht zu grossen Wassertiere zusammen in ein Gefäss mit Wasser, so kann man häufig die Tiere stundenlang im selben Raume beisammen sehen, ohne dass ein Angriff erfolgt. Namentlich ist dies der Fall, wenn der Käfer nicht durch Erschütterung beim Einsetzen seines Wohnungsgenossen gestört und in Erregungszustand gesetzt wurde, und wenn das eingesetzte Tier sich meist ruhig verhält, wie dies z. B. eine Bombinator-Larve thut. Eine solche kann dicht vor dem Kopfe des Käfers umherschwimmen oder kann ihm mit der Pincette dicht vorgehalten werden, ohne dass er sich regt. Wird sie ihm jedoch bis zur Berührung der Taster genähert, oder schwimmt der Käfer selbst umher und berührt dabei zufällig das Tier mit seinen vorstehenden Tastern, so wird er sicher sofort darauf aufmerksam. Er sucht es jetzt in seine Gewalt zu bekommen, was ihm gerade bei dem genannten Tiere (Bombinator-Larve) recht schwer zu werden pflegt. Ist er nun einmal auf der Jagd, wobei er seine Erregung durch lebhafte Bewegung der Fühler und Taster verrät, so genügt eine Bewegung des verfolgten Tieres, um ihn aufmerksam zu machen. Sitzt jenes aber ruhig da, so kann der gierige Räuber wenige Millimeter neben demselben vorbeistreichen, ohne die Gegenwart der gesuchten Beute zu erkennen.

Ganz ebenso ist es, wenn man ihm ein Stück rohes Fleisch oder Regenwurm ins Wasser geworfen hat und dieses auf dem Boden des Gefässes liegt; besonders leicht bleibt ihm Nahrung der letztgenannten Art verborgen, wenn sie schon längere Zeit im Wasser gelegen hat. Sie hat dann ihre Extraktivstoffe grösstenteils schon ans Wasser abgegeben und ist nicht mehr, wie ein frisches Fleischstück, mit einer Zone extrakthaltigen Wassers umgeben, welches die Aufmerksamkeit des Käfers zu erregen imstande ist. Diese Eigenschaft ausgewässerten Fleisches teilen auch die meisten lebenden Tiere, die dem Käfer zur Nahrung dienen können. Diese, z. B. auch die Unkenlarve, geben ans Wasser, wie es scheint, wenig schmeckbare Bestandteile ab. Denn unschwer lässt es sich zeigen, dass eine Unkenlarve, welche verwundet ist, so dass Blut und Lymphe dem Wasser in ihrer nächsten Nähe sich beimischt, viel leichter und rascher die Aufmerksamkeit des Verfolgers auf sich zieht, als eine unverletzte. Auch wird in deutlicher Weise die Gier des Käfers, äusserlich sichtlich am Vibrieren der Taster, durch das diffundierende Blut gesteigert.

Doch das sind abnorme, aussergewöhnliche Zustände. In der Freiheit hat es der Käfer doch wohl ausschliesslich mit unverletzten Tieren zu thun, die, wie wir sahen, seinen Geschmackssinn wenig zu erregen scheinen. Seine Sinne gestatten ihm schon in der Entfernung von wenigen Millimetern nicht mehr, die Gegenwart einer ruhenden Beute zu bemerken, vielmehr muss er diese selbst berühren, um sie als etwas Geniessbares zu erkennen. Aber selbst Stoffe, welche dem Wasser einen reichlichen Extrakt beimischen, wie Stücke frischen (oder auch faulen) rohen Rindfleisches bemerkt der *Dytiscus* nur auf relativ kleine Entfernungen (nicht über 1 cm im Maximum). Dies ist, wie ich im allgemeinen Teile hervorgehoben habe, nicht etwa mit Stumpfheit des Geschmackssinnes des Käfers zu erklären, sondern ist eine ganz allgemein zu beobachtende Erscheinung bei Wassertieren, bedingt durch die grösseren Widerstände, welche das Wasser der Ausbreitung der Reizstoffe im Vergleich zur Luft entgegensetzt. Gerade das Verhalten der Wasserkäfer ist mir mit eine der Hauptstützen dieser Anschauung.

Dass die *Dytisciden*, wenn sie einen Angriff auf ein vorgehaltenes Objekt machen, hiezu nicht

durch dessen chemische Eigenschaften allein oder vorzugsweise bestimmt werden, lässt sich noch auf andere Weise zeigen: berührt man die Tasterspitzen eines an der Wasserfläche ruhig hängenden Wasserkäfers mit einem Glasstabe oder einer Nadel, so wirkt die Berührung bei einem einigermassen hungrigen Tiere gerade so, wie wenn man ihm Fleisch geboten hätte. Wie wir weiter unten sehen werden, wirken in derselben Weise auch Lösungen, welche den Geschmackssinn in bestimmter Art erregen.

Sowie die Nadel oder der Stab die Taster berührt, greift der Käfer nach dem vorgehaltenen Gegenstande, Taster und Fühler werden lebhaft bewegt, die Unterkiefer geöffnet, so dass die an ihnen und der gleichzeitig hervortretenden Gaumenplatte (s. u.) befindlichen Schmeckorgane blossgelegt werden. Sind die Greif- und Tastbewegungen als erfolglos erkannt, (indem der vorgehaltene Gegenstand zum Anbeissen ungeeignet sich erweist, und keine Geschmackserregung hinzukommt), so tritt Beruhigung ein, oder der Käfer taucht in die Tiefe, die tastenden Bewegungen fortsetzend.

Interessant ist das Verhalten, das man beobachtet, wenn man den Käfer nicht wie bisher mit einem glatten Gegenstande (Glasstab) reizt, sondern einem solchen, der annähernd die Konsistenz seiner Nahrung hat, aber geschmackslos ist. Ich verwandte dazu angefeuchtete Bällchen reinen Filtrierpapiers, die sich bei anderen Versuchen auch leicht mit allerlei Lösungen durchtränken liessen. Für den jetzigen Zweck wurden sie nur sorgfältig in Wasser ausgelaugt.

Der Käfer beisst sofort in die weiche Masse ein, wühlt darin mit seinen Unterkiefern, betastet sie mit allen Tastern; kurz, benimmt sich im ersten Augenblicke, wie einem Stück Fleisch gegenüber. Das dauert aber nur wenige Sekunden, dann wird das Stück vom Munde entfernt, zwischen den gestreckten Vorderbeinen umgedreht, dabei noch mit den längeren Tastern betastet, und jetzt fallen gelassen.

Dass die Käfer sich einem solchen geschmacklosen Papierbällchen gegenüber bis zum Moment des Einschlagens der Kiefer genau so verhalten, wie bei Darreichung eines frischen Fleischstückes, zeigt, dass sie zum Anbeissen des letzteren wenigstens nicht allein durch Geschmacksempfindungen veranlasst werden; es müsste sonst im ersteren Falle die Reaktion zum mindesten weniger energisch ausfallen.

Noch deutlicher wird der Beweis, wenn man das Filtrierpapier mit einem dem Tiere unangenehmen Stoffe imprägniert, etwa mit verdünnter Essigsäure ($\frac{1}{25}$), Chloralhydrat oder Chininbisulfat ($\frac{1}{80}$), Strychninnitrat ($\frac{1}{150}$). *Das damit getränkte Papier kann dem Tiere ebenfalls an Stelle einer Nährsubstanz untergeschoben werden, es wird ebenso ergriffen und angebissen, aber noch viel rascher wieder losgelassen, als reines geschmackloses Papier.* Es wird wie mit Abscheu mittelst der Vorderbeine fortgestossen, die Mundteile bewegen sich lebhaft zum Zwecke der Reinigung von dem unangenehmen Stoffe. Wollte man annehmen, der von Fleischstücken ausgehende Geschmack reize zum Anbeissen, so müsste man folgerichtig erwarten, dass der Käfer das bittere oder saure Papier auch auf Distanz als etwas unangenehmes erkennt, denn die erwähnten Concentrationen sind noch so stark, dass sie, auch wenn die Verteilung der ausströmenden Lösung im Wasser stark verdünnend wirkt, immer noch an den Tieren deutliche Äusserungen von Unlust hervorrufen müssten. *Da dies nicht geschieht, darf man wohl sagen, dass bei den Wasserkäfern (wie bei den meisten Wasserinsekten) der Geschmack erst eine Rolle spielt, wenn das Tier schon, durch eine Tastempfindung zum Anbeissen veranlasst, den Bissen an bezw. in den Mund bringt.*

Ein „Schmecken in die Ferne“, das andere „Riechen“ nennen werden, kommt also bei der Art, wie die Wasserkäfer ihre Nahrung suchen, für gewöhnlich nicht in Betracht.

Auf der anderen Seite kann nun, wie ich schon oben erwähnte, auch isolierte Reizung des Geschmackssinnes bei *Dytiscus* erzielt werden, ohne mechanische Reizung des Tastsinnes. Die hiebei künstlich hergestellten Versuchsbedingungen treten jedoch in Wirklichkeit, beim freilebenden Tiere, zweifellos nur höchst selten in Wirksamkeit.

Die angewandten Lösungen wirkten teils angenehm, teils unangenehm erregend auf die Käfer ein. Sie wurden aus fein zugespitzten Glaspipetten dem Wasser in der Umgebung der Mundteile zugeführt, die enge Öffnung verlangsamte den Strom so sehr, dass mechanische Erregung der Tastorgane durch den Flüssigkeitsstrom ausgeschlossen war. Ausserdem wurden stets Kontrolversuche mit reinem Wasser eingeschaltet.

Die Reaktionen auf diejenigen Stoffe, welche dem Käfer unangenehme Empfindungen machen (Chinin, Chloralhydrat, saure Stoffe), sind im allgemeinen unsicherer, als die auf angenehm schmeckende Substanzen. Bei starkem Reiz entflieht das ganze Tier, bei schwachem werden nur die Taster weggebogen, wenn die Reizflüssigkeit sie berührt hat. Führt man auf dieselbe Weise eine dem Tiere angenehme Lösung zu, so treten Greif- und Tastbewegungen auf; kam die Flüssigkeit von oben, so hebt sich oft der Käfer mit einem Sprunge über die Wasserfläche etwas empor, er springt der Pipette geradezu entgegen. Dabei gerät er in die wildeste Aufregung.

In diesem Sinne wirken von süssen Stoffen Rohr- und Traubenzucker, jedoch haben diese Erfolg nur, wenn in starker Lösung angewandt. Glycerin und starke Saccharinlösungen wirken unsicher, bald anziehend, bald abstossend.

Während wir bei den für die Tiere, wegen ihrer Lebensweise, unwichtigen Süssstoffen starke Lösungen mit intensivem Geschmack nötig haben, sind Stoffe, deren Geschmack zur natürlichen Nahrung der Raubkäfer in Beziehung steht, in Konzentrationen wirksam, welche den menschlichen Geschmackssinn kaum erregen, d. h. für uns fast geschmacklos sind. Dies gilt vor allem für den bei meinen Experimenten vielfach verwendeten Fleischsaft, die Flüssigkeit, welche man erhält, wenn man Stückchen rohen Rindfleisches in dem 3—5fachen Gewicht Wasser zerschneidet und zerquetscht, dann filtriert. Die blassrote Flüssigkeit wirkt energisch auf die Käfer (wie auch auf fleischfressende Fische s. u.), wenn sie, aus der Pipette zuströmend, den Kopf mit seinen Anhängen trifft. Werden die erwähnten Filtrierpapierbällchen mit diesem Extrakte durchtränkt, so ist das Verhalten der Käfer gegen dieselben ein anderes, als wenn reines Filtrierpapier verwendet wurde. Die Stücke werden wie Fleisch behandelt, energisch angebissen und betastet. Die im Spiel der Taster sich zeigende gierige Erregung schien mir meistens noch grösser, als wenn wirkliches Fleisch vorlag, wohl deshalb, weil die Lösung der Extraktivstoffe hiebei konzentrierter ist und namentlich aus dem lockeren Papierbausche rascher frei wird und ins Wasser gelangt, als aus dem festen Muskelfleisch. Der Geschmack scheint rasch zu verschwinden, oder es vermissten die Käfer sonst etwas an der gefälschten Speise, denn nach 5 bis 10 Sekunden, während welcher lebhaft gekaut wurde, wird das Stück verlassen. Bei Papierbällchen ohne Fleischsaft dauerte es höchstens 3 Sekunden; noch nachhaltiger wirkend als Fleischsaft fand ich eine weingelbe Lösung von Liebig's Fleischextrakt in Wasser. Da konnte es bis 20 Sekunden dauern, bis der Käfer erkannte, dass er keine wirkliche Nahrung, sondern unverdauliche geschmacklose Cellulose vor sich habe.

Dass Zuckerlösungen dem Tiere angenehm schmecken (eine bei Fleischfressern unter den Insekten auffallende, aber allgemein zu beobachtende Thatsache), liess sich ebenfalls mit dieser Methode der Durchtränkung von Papierbällen am besten zeigen.

Von Interesse ist auch der folgende Versuch: Ich hatte einen *Dytiscus* durch eine starke

(dunkelbraune) Fleischextraktlösung getäuscht, und gab ihm kurz darauf einen Papierballen mit konzentrierter Chlornatriumlösung. Diese wird sonst entschieden verabscheut, jetzt aber mochte sie ihm ähnlich erscheinen wie die ebenfalls stark salzige Fleischextraktlösung, denn er biss an, und kaute eine Weile, ehe er die erneute Täuschung erkannte, und den widrigen Stoff von sich stiess, wie diese Käfer es in solchem Falle zu thun pflegen.

Versuche nach Resektion von Fühlern und Tastern.

Ich habe über diesen Gegenstand schon früher berichtet [1]), kann mich daher hier kurz fassen.

Entfernung der Fühler und der beiden längeren Tasterpaare (wobei die kurzen inneren Kiefertaster erhalten bleiben) ist eine sehr eingreifende Operation, welche den Käfer zur Nahrungssuche unfähig macht.

Das Schwimmen zeigt am Tage nach der Operation merkwürdige Veränderungen. Die Erhaltung der normalen Gleichgewichtslage ist bedeutend gestört, die Folge ist häufiges Überschlagen mit Drehung um die Queraxe, wonach der Käfer mit der Bauchseite nach oben schwimmt. Dieser Zustand schwindet am zweiten Tage, dagegen macht sich jetzt auffallend bemerklich, dass die Vorderbeine beim Schwimmen, zpäter auch in der Ruhe nach vorne gestreckt gehalten werden. Bei Erschütterung beginnt der Käfer Schwimmbewegungen, welche sich, im Gegensatz zum unverstümmelten Käfer, auffallend gleichmässig folgen, und einen maschinenmässigen Eindruck machen. Sie erfolgen stets in derselben Richtung, meist wagerechte Bewegung erzeugend, so dass der Kopf an die Gefässwand anstösst, also eine völlig zwecklose Bewegung; das unverletzte Tier macht in solchem Falle eine Wendung nach der Seite oder (häufiger) nach unten, und entflieht in die Tiefe [2]). Häufig findet man die verstümmelten Käfer der Glaswand des Aquariums so fest anhaftend, dass es Mühe macht, sie loszubekommen; auch dies wird beim gesunden *Dytiscus* nie beobachtet.

Chemische Reize sind ganz ohne Wirkung. Fleischstücke werden nie von selbst gefunden, Berührung des Mundes mit solchen hat gewöhnlich jene horizontalen Ruderbewegungen zur Folge. In selteneren Fällen scheint durch die geschlossenen Kiefer ein wenig von dem Safte des Fleisches in die Mundhöhle zu dringen, und die inneren Geschmacksorgane zu erregen. Dann werden die Kiefer geöffnet, angebissen, und indem die Vorderbeine das Fleisch halten, geht das Fressen annähernd normal vor sich.

Nach längerer Zeit tritt eine gewisse Gewöhnung an den verstümmelten Zustand ein, wobei der Käfer seine verlorenen Fähigkeiten teilweise wiedergewinnt. Hierüber berichte ich weiter unten im Zusammenhang mit anderem.

Entfernung der Fühler. Störungen der Schwimmfertigkeit treten auch hier auf, jedoch weniger deutlich. Von Stumpfsinnigkeit infolge der Operation ist wenig oder gar nichts zu merken. Fleisch und andere Beute wird kaum weniger sicher gefunden und erkannt, als vom unverletzten Tiere. Chemische Reize wirken wie gewöhnlich, das Schmeckvermögen ist erhalten, offenbar ohne Abschwächung.

Entfernung der Taster schädigt die Käfer entschieden mehr, als die der Fühler. Sie büssen an Lebhaftigkeit ein, die Fähigkeit der Nahrungssuche ist zwar nicht aufgehoben, aber beträchtlich vermindert. Selbst direkte Berührung der Mundteile oder Fühler durch vorgehaltenes Fleisch

---

[1]) „Die niederen Sinne der Insekten“ (216) pag. 34 f.

[2]) Vergleiche „die niederen Sinne der Insekten“ pg. 54, 55 woselbst auch die Beziehung zu Exner's Sensomobilität besprochen ist.

bewirkt in sehr vielen Fällen nicht, dass angebissen wird. Doch tritt die normale Reaktion immerhin häufiger ein, als bei Exemplaren, denen auch die Fühler fehlen. Auffallend ist, dass auch Berührung des Mundes bei den fühlertragenden Käfern häufiger wirksam ist, als bei den fühlerlosen, obgleich die Mundteile bei beiden durch Resektion der Taster verstümmelt worden waren. Offenbar geht mit der Entfernung der Fühler eine Schädigung zentraler Thätigkeiten einher, welche auf das Gesamtnervensystem zurückwirkt und dessen Erregbarkeit vermindert. Mit den Tastern dagegen gehen dem Tiere nur sehr wichtige Sinnesorgane und mechanische Hilfsapparate verloren, die zentralen Funktionen werden jedoch nicht geschädigt.

Der anatomische Bau und die Anordnung der in Frage kommenden Sinnesorgane.

Sinnesorgane der Fühler. Die Fühler bestehen bei *Dytiscus* aus 11 langgestreckten Gliedern (Fig. 1). An diesen finden sich von Organen, die als Sinnesorgane in Frage kommen können, folgende:

Die grossen und die kleinen Grubenkegel, die Chitinstifte der Grundglieder, die Gruben und die kelchförmigen Organe.

Die kleinen Grubenkegel finden sich überall auf Fühlern und auf Tastern, sowie den sonstigen Mundteilen unregelmässig zerstreut (Fig. 1, 2, 3). Der massive, stumpfe oder spitze Chitinkegel ist in eine enge Grube so tief eingesenkt, dass er nur wenig hervorragt. Von der Basis des Kegels führt ein annähernd cylindrischer Kanal zum Fühlerinneren, schief das Chitin des Fühlergliedes durchsetzend. Auf dem Grundgliede des Fühlers finden sich die kleinen Kegel als einzige Sinnesorgane. Die Funktion dieser Organe ist unzweifelhaft die des mechanischen Sinnes, des Gefühlssinnes, oder wie andere wohl sagen werden, des Tastsinnes; das nähere hierüber ist in meiner schon zitierten früheren Arbeit (216 pg. 19 ff.) ausgeführt.

Die Gelenkstelle zwischen erstem und zweitem Gliede trägt zwei Gruppen von Sinnesorganen, wie ich sie anderwärts nicht gefunden habe (Fig. 9). Es ist je eine Anzahl cylindrischer Chitinstifte, von glashellem Aussehen und offenbar massiv. Bei starker Biegung des Fühlers müssen sie den Rand des ersten Fühlergliedes berühren. Hierin liegt vielleicht ihre Aufgabe, sie würden dann die Empfindung der aktiven oder passiven Bewegung des Fühlers vermitteln. In diesem Sinne liesse sich die Thatsache vielleicht verwerten, dass die beiden Gruppen von Stiften je am einen Ende von zwei auf einer senkrechten Durchmessern des hier kreisrunden Fühlerquerschnittes gelegen sind; jede Gruppe würde dann einer bestimmten Bewegungsrichtung entsprechen.

Dem zweiten Fühlergliede ist ferner eigentümlich eine Gruppe von „Gruben" (Fig 9), deren Beschreibung weiter unten bei der *Dytiscus*-Larve folgen soll, da bei dieser jene Organe besonders ausgebildet sind. Sie gehören sicherlich nicht zu den Organen des chemischen Sinnes.

Vom zweiten Gliede an ist allen Gliedern gemeinsam das Vorkommen von grossen Grubenkegeln (ähnlich Fig. 7). Sie stehen am distalen Ende jedes Gliedes in der Zahl von 2—5 (nur am Endgliede mehr) um die Peripherie herum, und ragen aus ihrer Grube nur wenig heraus. Die Kegel sind hohl, mit plasmatischen Inhalte gefüllt, der deutlich mit nervösen Teilen in Zusammenhang steht. Das Chitin der Kegel ist ziemlich dick, deutlich doppeltkontouriert. Der zugehörige Porenkanal ist oft birnförmig.

Weil diese Kegel eine gewisse Ähnlichkeit mit dem unzweifelhaften Geschmacksorgan im

Munde von *Dytiscus* haben, ist an ähnliche Funktion vielleicht zu denken. Die erwähnten Versuche sprechen jedoch nicht gerade dafür.

Weitaus am zahlreichsten von allen Sinnesorganen der Fühler sind die nur auf der Beugeseite vorkommenden Organe, welche ich wegen ihrer Ähnlichkeit mit gewissen Gläsern, wie sie zuweilen als Champagnerkelche benutzt werden (auf hohlem dünnen Stiele eine plötzlich sich erweiternde Schale), als kelchförmige Organe bezeichnen will. Da die Funktion unklar ist, habe ich diesen indifferenten Namen gewählt.

Eine genügende Beschreibung dieser durch ihre Menge imponierenden und dabei so rätselhaften Organe konnte ich in der Litteratur nicht finden. Leydig (183) meint offenbar diese Organe, wenn er von kleinen Gruben spricht, welche die grossen Gruben umgeben. Er sagt (von *Acilius*), die Antennenglieder besitzen gegen ihre obere Gelenkstelle mehrere grosse auseinanderstehende Gruben, aus denen je ein kurzer Kegel hervorragt; „um diese grossen Gruben zieht sich dann immer ein Trupp vier- bis sechsmal kleinerer Gruben.“ Von den „vereinzelt mehr nach hinten“ vorkommenden, von mir eben als kleine Grubenkegel bezeichneten Organen unterscheiden sich nach Leydig die um die grossen Gruben gruppierten nur dadurch, dass bei ersteren „das den Kanal oben abschliessende Knötchen in einen kleinen hellen Dorn übergeht.“ Über die Funktion spricht Leydig sich nicht aus, scheint aber, da er die Organe in seiner Abhandlung über Riechorgane bespricht, sie als solche zu deuten. Auch Hauser (132) kennt diese Organe, und bildet sie ab, freilich in ganz schematischer Weise und ungenau.

Mir scheinen die Organe doch etwas mehr verschieden zu sein, als Leydig angiebt. Zunächst stehen die Kegel überall zerstreut, die kelchförmigen Organe nur auf der Beugeseite der Antennen (Fig. 1; 98). Über den feineren Bau giebt die Flächenansicht so gut wie keine Auskunft, und die Untersuchung im optischen Schnitte am unzerschnittenen, aufgehellten Fühler ist darum nicht angängig, weil die Fühler zu dick sind, um mit starker Linse untersucht zu werden. Nur dünne Mikrotomschnitte, mit Oelimmersion betrachtet, führen zum Ziele (Fig. 108; 98).

Aus dem Fühlerinneren verläuft senkrecht nach aussen ein zylindrischer Porenkanal, der zuweilen auch etwas konisch nach aussen sich erweitert. Etwa auf $\frac{3}{4}$ der Dicke des Chitins, welches an diesen Stellen dicker als im übrigen zu sein pflegt, verengt sich der Porenkanal plötzlich auf $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{8}$ seines bisherigen Durchmessers, bleibt eine kurze Strecke so, um sich jetzt schalenförmig wieder zum ursprünglichen Durchmesser zu erweitern. Der ganze weite Kanal, wie auch der verengte Teil enthält eine mit Hämatoxylin ziemlich schwach sich färbende Masse, in welcher ich zuweilen einen unscharf begrenzten Zentralstrang zu erkennen glaube. Nicht selten finden sich im Kanal auch einzelne stärker sich färbende runde Kerne. Von dem Inhalt des eigentlichen Kelches ist nur eine den Boden bedeckende dünne Schicht mit Hämatoxylin färbbar. Der übrige Raum im Kelche wird bis zum Rande ausgefüllt von einem stark glänzenden, fast wasserhellen Körper, der nach innen zu keine scharfe Grenze erkennen lässt. Die verschiedensten von mir versuchten Färbungsmittel versagten an diesem Körper. Derselbe füllt den Kelch nach aussen zu so an, dass er gerade im Niveau des umgebenden Chitins liegt. Von einer Grube ist hier also wohl nicht zu sprechen. Nur auf Schnitten findet man recht häufig den Kelchinhalt ausgefallen, den Kelch somit als leere Grube. An den Rändern, wo die Aussenfläche des Fühlers in die Wand einer solchen Grube übergeht, finde ich nie Reste einer Verbindungsmembran zwischen Kelchinhalt und dem eigentlichen Fühlerchitin. Ich hebe dies hervor, weil dies einen Unterscheidungspunkt bildet zwischen den hier besprochenen Organen und den „Porenplatten“ der Hymenopteren; bei diesen findet man auf Schnitten nicht selten die Verschlussplatte

deckelartig aufgeklappt, wobei man deutlich erkennen kann, dass das Chitin der Platte in das des Fühlers direkt übergeht. Das möchte ich nach den Bildern, die ich bei *Dytiscus* sah, von diesen Organen nicht behaupten.

Über die Art der Verteilung dieser merkwürdigen Organe auf dem Fühlerquerschnitt giebt Fig. 98 Aufschluss. Sie sind auf jedem Gliede in grosser Zahl vorhanden, liegen nur auf der medialen Seite, und sind fast durchgängig auf die distalen zwei Drittel der Länge beschränkt. Ganz am Ende fehlen sie wieder, hier trifft der Querschnitt nur die grossen Grubenkegel (s. o.). Da, mit Ausnahme der zwei ersten, alle Fühlerglieder mit diesen Organen ausgestattet sind, ist deren Gesamtzahl auf beiden Fühlern eine recht beträchtliche (mehrere Tausend).

Da ich diese kelchförmigen Organe infolge meiner Versuche an *Dytiscus* nicht für Organe des chemischen Sinnes halte, hätte ich vielleicht näheres Eingehen auf sie unterlassen können. Weil indessen nicht alle Zoologen in der Wertschätzung des Experimentes in derartigen Fragen übereinstimmen, hielt ich es für zweckmässig, objektiv zu schildern, wie mir der Bau der Organe sich darstellte; auf die etwa anzunehmende Funktion komme ich unten zurück.

Es ist noch einiges anzuführen, was die Gruppen der kelchförmigen Organe im Ganzen betrifft. Es treten Nerven zu jeder Gruppe, dieselben sowie die eingeschobenen Anhäufungen von Ganglien bieten nichts Besonderes. Bemerkenswert ist dagegen, dass ein ganz auffallend starker Tracheenast in diese Gegend verläuft. In lebend-frisch abgeschnittenen und in 0,6 % Na Cl Lösung untersuchten Fühlern treten die Haupttracheenstämme mit ihren starken Einschnürungen und ihren stets rückläufig abgehenden Ästchen stark hervor (Fig. 1). Nur der erwähnte dicke Ast zu jener Gruppe von Organen macht eine Ausnahme und geht nach vorne ab. Seine Endigung ist bei *Dytiscus* durch das dunkle Chitin verdeckt, bei dem durchsichtigeren *Acilius* waren mir leider Untersuchungen an frischem Material nicht möglich.

Zwischen den einzelnen kelchförmigen Organen, sowie in den Gruben der grossen Kegel und in deren Umgebung münden zahlreiche feine Kanäle, wie sie Leydig als Ausführungsgänge einzelliger Drüsen beschrieben hat.

An Fühlern, welche unzerschnitten in Hämatoxylinlösung gelegen hatten, war die Farbe durch die Fühlerbasis nur bis ins dritte Fühlerglied eingedrungen. An den weiteren Gliedern zeigte sich nie etwas von Färbung der Sinnesorgane oder Nerven, der beste Beweis für die Abwesenheit wenn auch noch so feiner Öffnungen an der Spitze der Kegel. Denn in die engen Drüsengänge war die Farbe weit eingedrungen, so dass dieselben in dem farblosen Inhalt des Fühlers als intensiv blaue Fäden erschienen. Ich sehe hierin einen Hauptstützpunkt für die Anschauung, dass die Riech- und Schmeckorgane der Insekten keine Löcher im Chitin aufweisen. Denn wenn die Farblösung in diese feinen Drüsenkanäle eindringt, ist gar nicht einzusehen, warum sie nicht auch in das behauptete grosse Loch der Kegel von *Vespa* eindringen sollte. Thatsächlich thut sie das aber nicht, eben weil kein Loch da ist. Die Farblösung dringt in Insektenfühler, welche vom Kopfe abgeschnitten sind, stets nur von der Schnittstelle aus ein.

Sinnesorgane der Taster.

Sämtliche an den Fühlern vorkommenden Hautsinnesorgane finden sich auch an den Tastern. Kleine Grubenkegel sind mannigfach verstreut, grosse Grubenkegel kommen in zwei Formen vor: Dunkelgefärbte, längliche, stark nach der Tasterspitze geneigte Zapfen ohne Lumen, in einer flachen

Grube sitzend, in welche ein enger Porenkanal führt, sind auf die Streckseite der Taster beschränkt. Auf der Beugeseite finden sich grosse Sinneskegel, welche in einer Grube versenkt sind, helles Chitin und ein deutliches Lumen mit plasmatischem Inhalt haben, und über einem weiten Porenkanale stehen. Besser als durch eingehende Beschreibung wird die Form der verschiedenen Kegel durch die Zeichnungen veranschaulicht (Fig. 7; 10) [1]. Nirgends habe ich wieder so typisch ausgebildete, so leicht zu untersuchende Exemplare von Hautsinnesorganen gesehen, wie an den Tastern von *Acilius*. Über Einzelheiten an diesen, über charakteristische Formverschiedenheiten der Kegel bei verschiedenen Arten von Schwimmkäfern, und über die Ungleichheit bei den Geschlechtern liessen sich Bogen füllen.

Kegel dieser Art finden sich auch am Gaumenzapfen der Dytisciden (Fig. 12, 13, 14), ferner sehr schön an der Spitze des inneren Kiefertasters (Fig. 2 e, Fig. 6). Bei *Dytiscus* stehen hier mehrere solche Kegel, bei den kleineren Dytisciden nur einer. Es ist dies eines der zahlreichen Beispiele dafür, dass eine Art Gesetz besteht, wonach die Hautsinnesorgane bei verschieden grossen Arten aus derselben Familie gewöhnlich nicht ihrer Grösse, sondern ihrer Zahl nach in Proportionalität zur Grösse des ganzen Tieres stehen, wie ich noch wiederholt zu bemerken Gelegenheit haben werde.

Kelchförmige Organe besitzt nur der grosse äussere Kiefertaster, und zwar eine umfangreiche Gruppe auf der Aussenseite seines Endgliedes. In dieser Gegend münden wieder zahlreiche Drüsengänge.

Die Basalglieder tragen einige der rätselhaften, schon beim Fühler erwähnten „Gruben."

Den beiden langen Tasterpaaren eigentümlich ist je eine Reihe langer dünner Haare, welche schräg über das Endglied zieht (Fig. 4 c, Fig. 2 b, Fig. 3 b).

Offenbar die wichtigsten Organe an den Tastern, den eigentlichen Tastapparat, findet man an der Spitze des Endgliedes (Fig. 4). Er ist bei Lippen- und äusseren Kiefertastern gleich gebaut und bietet durch seine eigenartige Gestaltung dem Untersucher viel Interessantes, zugleich aber auch manche Schwierigkeit.

Leydig (183) giebt an der betreffenden Stelle bei *Acilius* das Vorkommen von Wärzchen an, die bei *Dytiscus* zu deutlichen Kegeln sich gestalten. Mit Hilfe starker Immersionslinsen ist es mir gelungen, die nur 1 μ grossen Organe etwas genauer zu erkennen (Fig. 8). Zwischen *Acilius* und *Dytiscus* besteht in Beziehung auf diese Organe nur ein, nicht einmal bedeutender, Grössenunterschied. Ich habe diese „Tastzäpfchen" schon früher beschrieben (216, pg. 27) und abgebildet, und habe hier nur noch einiges hinzuzufügen. Meine frühere Abbildung giebt das Bild wieder, welches man unter dem Mikroskope sieht; wie mir der eigentliche Bau erscheint, drückt nebenstehende schematische Zeichnung wohl am besten aus. Der centrale Stift sieht aus, als ob er aus einer chitinähnlichen Masse bestände, und nicht hohl wäre. Er scheint die obere Querwand des fassförmigen Zapfens zu durchbohren. Nach unten zu geht er direkt in einen schwach glänzenden Strang über, welcher wahrscheinlich das Nervenende darstellt. [2])

Die Anordnung der ausserordentlich zahlreichen Tastzäpfchen auf den Tasterspitzen ergiebt sich aus Fig. 4. Sie stehen in zwei länglichen von einander getrennten Feldern dicht beisammen. Das eine Feld nimmt die äusserste Kuppe des Endgliedes ein, es wird in Wirksamkeit treten beim

[1]) Ruland zeichnet in seiner Fig. 14 einen Grubenkegel von *Dytiscus* und zwar mit klaffender Öffnung an der Spitze, ein Kunstprodukt seiner Kalibehandlung.

[2]) Es macht mir den Eindruck, als ob man hier, wie in manchen anderen Fällen, nicht die Annahme umgehen kann, dass es bei den Arthropoden eine chitinartige Umwandlung der Nervenendigungen gebe, ähnlich wie man ja hyaline Bildungen als Nervenendorgane auch beim Menschen findet, z. B. in den Stäbchen und Zapfen der Retina. Auch den

zufälligen Anstossen der Taster an einen Gegenstand, das andere mehr nach innen gekehrte Feld wird am meisten in Anspruch genommen werden, wenn der Käfer einen zwischen den Beinen gehaltenen Gegenstand willkürlich betastet.

Häufig, aber nicht regelmässig, sieht man unter den Tastzäpfchen einen grösseren, 4—6mal so langen Kegel hervorragen; bei genauerer Betrachtung erkennt man, dass dieser nur eine Modifikation jener ist, indem der aus dem Becher hervorragende Teil des Stiftes übermässig vergrössert ist und den oberen Teil des Bechers etwas auseinander gedrängt hat.

Die Sinnesorgane am Gaumen.

Über diese Organe liegt eine Arbeit von Gazagnaire (113) vor. Dieselbe ist wegen des Mangels der Abbildungen in ihren Beschreibungen ziemlich unklar, scheint jedoch in den meisten wesentlichen Punkten mit dem zu stimmen, was auch ich gefunden habe. Gazagnaire fasst seine Resultate dahin zusammen: „Chez les Dytiscidae, les renflements avec poils transformés, portant des boutons chitineux couverts de poils spéciaux sur leur contour interne principalement, en rapport avec des muscles, qui leur donne une mobilité permanente, avec des glandes qui les lubrifient, avec des nerfs nombreux, sont naturellement désignés comme détenant la fonction de tâter, de différencier, de goûter.“ — „Chez les Coléoptères, je localise le siège de la gustation dans la région antérieure de la paroi dorsale du pharynx“.

Über den feineren Bau der einzelnen Endapparate giebt Gazagnaire wenig an, eine Beschreibung derselben ohne Abbildungen ist auch kaum möglich.

Der Gaumen, d. h. das Dach der Mundhöhle wird von der als Oberlippe bezeichneten Platte gebildet; auf der Seite nach der Mundhöhle zu, also auf der unteren Fläche, liegt der Oberlippe je eine Platte durchsichtigen Chitins auf jeder Seite auf, so dass der eigentliche Gaumen aus zwei durch eine Furche getrennten Hälften besteht. Diese Platten tragen in ihrem hinteren Teile die Geschmackskegel in grosser Anzahl (bei *Dytiscus* jederseits etwa 70). (Fig. 71; 12).

Auf diesen Gaumenplatten ist nun weiterhin jederseits ein schon makroskopisch sichtbarer Zapfen aus dunkelbraunem Chitin beweglich aufgepflanzt, und zwar so, dass er im Leben für ge-

---

glänzenden Körper in den kegelförmigen Organen (s. o.) möchte ich hieher ziehen und nicht als Verschlussplatte, sondern als in besonderer Weise umgewandeltes Nervenendorgan betrachten. Auch für die Porenplatten der Hymenopteren ist eine derartige Auffassung schon ausgesprochen worden, von Kräpelin (161), welcher dieselben für umgewandelte Nervensubstanz erklärt. Auch der streitige Punkt bezüglich des Durchbohrtseins oder Nichtdurchbohrtseins der Geruchskegel reduziert sich, wie ich glaube, auf die Frage nach der Möglichkeit chitinoider Umwandlung der Nervensubstanz. Es entspricht ja nicht den Thatsachen, wenn man die Chitinschicht der Insekten als eine den Weichteilen nur aufliegende Decke betrachtet, welche in keinem organischen Zusammenhange mit den zelligen Elementen mehr steht. Es existiert vielmehr an vielen Stellen nachweisbar ein Übergang von zweifellos lebenden und funktionierenden Zellen zu dem, was man schon Chitin zu nennen pflegt. Gerade in den Fühlern findet man nicht selten die dem Chitin unmittelbar anliegenden Zellen in einem Zustande veränderten Verhaltens gegenüber von Farbstoffen und sonstigen Reagentien. Es ist nun gar nicht einzusehen, warum nicht auch diejenigen zelligen Elemente, deren Fortsätze den Inhalt eines Kegels oder ähnlichen Hautsinnesorganes bilden, in ihrer äussersten Schicht chitinoid umgebildet sein sollten, ohne dass darum die chitinartige Schicht als eine selbstständige, von den Zellen unabhängig gewordene Membran anzusehen wäre. Bei dieser meiner Auffassung erklärt es sich auch, dass man an manchen Stellen, besonders wo sich die Chitinschicht aufs Äusserste verdünnt, dieselbe nicht doppeltcontouriert sieht, weil eben der Übergang zwischen Plasma und chitinoider Substanz ein allmählicher ist. Besonders passt diese Auffassung für die Porenplatten der Hymenopteren, wo sie von Kräpelin ausgesprochen wurde, wovon jedoch, soviel ich finde, bis jetzt eigentlich keine Notiz genommen ist.

wöhnlich senkrecht zum Gaumen steht und somit frei in die Mundhöhle ragt. Bei mikroskopischer Besichtigung wird der Zapfen durch den Druck des Deckglases natürlich umgelegt, und liegt dann dem Gaumen an.

Fig. 71 zeigt die ganze Oberlippe vom Munde aus gesehen, Fig. 12 die eine Gaumenplatte mit dem zugehörigen Zapfen (Fig. 13).

Wie die Fig. 12 zeigt, sind auf der Platte die Kegel unregelmässig verteilt, zuweilen stehen einige gruppenweise zusammen. Nach der Seite zu treten an Stelle der Kegel lange Haare.

Fig. 17 stellt einen einzelnen Geschmackskegel dar, zugleich den Typus der Geschmacksorgane aller kauenden Insekten. Auffallend ist bei diesen stets, dass in dem glashellen Chitin der Gaumenplatte eine Schicht dunkelbraungelben Chitins eingesprengt ist, welche den nervösen Inhalt direkt umschliesst. Charakteristisch ist ferner die flaschenförmige, bauchige Erweiterung des Porenkanals. Der Kegel ist glashell, besitzt ganz dünnes Chitin, und ist fast völlig in seine enge Grube versenkt. Ein Zentralstrang lässt sich oft bis in den Kegel deutlich verfolgen. Zwischen den einzelnen Kegeln münden zahlreiche Drüsenausführungsgänge.

In der kugelförmigen Erweiterung des Porenkanals darf man wohl das „Bläschen" sehen, welches nach G. Joseph's (151) Angabe der wesentliche Bestandteil der Geschmacksorgane ist. Seine Beschreibung bezieht sich allerdings, wie es scheint, nicht auf Käfer, doch sind die Verhältnisse überall sehr ähnlich. Joseph macht bei dieser Gelegenheit eine Bemerkung, welche, wenn sie auf richtig gedeuteten Thatsachen beruhte, von grosser Bedeutung wäre. Er sagt nämlich von den erwähnten Bläschen: „Der Inhalt des Bläschens ist wasserhelle Protoplasmamasse, welche sehr empfindlich ist, bei Betupfung mit einem indifferenten Bitterstoffe bläulich und nach Berührung mit einer schwachen Salzlösung vorübergehend gelbgrün leuchtet. Dies tritt jedoch nur ein, wenn die Betupfung während des Lebens des Insektes geschieht."

Bestätigte sich dies, so wäre das ja eine Entdeckung von weittragender Bedeutung für die ganze Sinnesphysiologie. Allein ich muss sagen, dass ich der Sache etwas skeptisch gegenüberstehe. Zunächst verstehe ich nicht, wie es gelingen kann, die von Joseph bezeichneten Stellen (Zungenbasis, Schlundregion, Gaumen) unter dem Mikroskope vom lebenden Tiere überhaupt zu Gesicht zu bekommen, namentlich aber sie experimentell zu untersuchen und zu betupfen. Leider hat Joseph über den interessanten Gegenstand nichts weiter veröffentlicht. F. Will (330) hat an den Schmeckorganen einiger Hymenopterenrüssel die von Joseph angegebenen Reaktionen vergeblich zu erzielen gesucht [1]).

Mit den charakteristischen Merkmalen, die Joseph für die Geschmacksorgane aufstellte, ist es somit schlecht bestellt. In Wirklichkeit haben sie eben keine solche Merkmale, sie stehen vielmehr den Geruchsorganen der Insekten ausserordentlich nahe und bilden mit diesen ein gemeinsames Ganzes.

Die Sinnesorgane an den beiden Gaumenzapfen weichen von den eigentlichen Geschmackskegeln der Gaumenplatte im Baue etwas ab, zeigen dagegen in Bau und Anordnung grosse Übereinstimmung mit den Sinnesapparaten an der Spitze des inneren Kiefertasters (Fig. 6). An beiden Orten finden sich zwei Arten von Grubenkegeln, hohle und massive. Die Spitze des Kiefertasters wie

---

[1]) Joseph's Arbeiten über den Geschmacks- und Geruchssinn der Insekten tragen den Charakter vorläufiger Mitteilungen. Sie enthalten mancherlei fragwürdige Angaben, die kein späterer Autor bestätigen konnte, und welche auch Joseph selbst nicht weiter verteidigt hat. Sie dürften daher eine ernstliche Berücksichtigung heutzutage nicht mehr verlangen.

des Gaumenzapfens wird bei *Dytiscus* von einigen, bei seinen kleineren Verwandten von nur einem hohlen Grubenkegel (Fig. 6 a, Fig. 14) eingenommen, der ein ganz ähnliches Bild bietet, wie die grossen Grubenkegel an der Beugeseite der Lippentaster (Fig. 7), an den Seiten dickes, an der Spitze unmessbar dünnes Chitin besitzt. Seitwärts von der Spitze des Zapfens (und des inneren Kiefertasters) bemerkt man zahlreiche grosse massive Grubenkegel (Fig. 6 b, Fig. 15, 16), zwischen denen kleinere zerstreut liegen. In die Gruben aller dieser Grubenkegel münden zahlreiche Drüsengänge, oft in auffallender Weise parallel zu vieren nebeneinander (Fig. 16). Auch zwischen den einzelnen Gruben finden sich ihre Mündungen.

Versuch der Deutung des anatomischen Befundes auf Grund der Experimente.

Die Deutung eines Teiles der im Vorhergehenden beschriebenen Sinneswerkzeuge an Fühlern, Tastern und im Munde macht keine Schwierigkeit. Als Organe des Tastsinnes erweisen sich schon durch die Betrachtung die massiven Grubenkegel, grosse und kleine, sowie die wenigen Haare, die sich an den genannten Orten finden. Dass diese Organe den chemischen Sinnen nicht dienen, darin bin ich allgemeiner Zustimmung sicher.

Schwieriger ist die Entscheidung betreffs der Tastzäpfchen an den Tasterspitzen. Die Beobachtung des lebenden Käfers zeigt aufs deutlichste, dass derselbe die Tasterspitzen als ein sehr feines Tastwerkzeug mannigfach verwendet. Offenbar darf man in diesen Organen den wichtigsten Tastapparat der Dytisciden sehen. Mit den Fühlern tasten die Dytisciden ja gar nicht. Unentschieden muss ich lassen, ob die Tastzäpfchen auch dem Geschmackssinne dienen, die Experimente haben hier keine Entscheidung gegeben. Nach meiner subjektiven Auffassung scheint mir Geschmacksfunktion diesen Organen nicht zuzufallen, vielmehr eher den hohlen Grubenkegeln der Taster. Geschmacksorgane sind ausserhalb des Mundes sicher vorhanden, das ergiebt sich schon aus dem Verhalten der Käfer, deren Taster von einer schmeckbaren Flüssigkeit bespült werden. Noch entscheidender war mir das Benehmen eines *Dytiscus*, dem die Oberlippe mit samt ihren Geschmacksorganen genommen war. Auch dieser zeigte noch Schmeckvermögen, liess sich durch Zucker und Fleischsaft erregen, durch Chinin abstossen und biss in Papier mit Fleischgeschmack.

Eine gewisse Empfindlichkeit gegen chemische Reize besitzen auch die Fühler, sicher für starke Reize, unsicher für die schwach wirkenden Stoffe, wie Zucker und Fleischsaft. Die Resektion der Fühler hebt darum auch das äussere Schmeckvermögen nicht auf, wie auch umgekehrt dies nicht vollständig verschwindet, wenn die Taster entfernt, die Fühler aber erhalten sind. Waren dagegen Fühler und Taster weggeschnitten, so fehlte das äussere Geschmacksorgan ganz, damit auch das äussere Schmeckvermögen, wodurch zugleich bewiesen war, dass nicht etwa zwischen den Kiefern eindringende Flüssigkeitsteilchen das Geschmackorgan am Gaumen erregten und hiedurch überhaupt das Schmeckvermögen der äusseren Teile (Taster, Fühler) vorgetäuscht wäre. Dies alles ist an zahlreichen Exemplaren oftmals erprobt worden.

So wie einerseits *Dytiscus* ohne Gaumenorgane noch Schmeckvermögen hat, also ein äusseres Geschmacksorgan besitzen muss, so ist andererseits auch nach Entfernung der äusseren Kopfanhänge, der Fühler und Taster, das Schmeckvermögen in der Mundhöhle voll und ganz erhalten. Ein so durch Wegnahme der Fühler und Taster verstümmelter Käfer ist zwar nur schwer zum Fressen zu bewegen, hat er aber einmal angebissen, so macht er Geschmacksunterschiede gerade wie ein ge-

sunder, er verzehrt reines Fleisch, verschmäht bitter gemachtes etc.; er erkennt auch die Täuschung durch geschmacklose Stoffe (Filtrierpapier) rasch.

Ich muss allerdings hinzufügen, dass dieser Versuch insofern nicht ganz einwandsfrei ist, als dabei die kleinen inneren Kiefertaster stehen geblieben sind, welche wahrscheinlich auch geschmacksempfindlich sind. Indessen ist die Zahl derjenigen Organe an diesen Tastern, welche als Schmeckwerkzeuge in Betracht kommen können, so gering, dass ihre Gegenwart allein das Erhaltensein des Schmeckvermögens nach der Resektion der anderen Taster nicht erklärt, und es ist daher Gazagnaire's Auffassung von der Schmeckfunktion der Gaumenplatte gewiss eine zutreffende.

Bemerkenswert scheint mir eine Beobachtung, welche ich an einem Käfer machte, der dieses seines inneren Schmeckorganes durch Resektion der Oberlippe beraubt war. Er überstand die Operation gut, reagierte auf Fleischsaft in normaler Weise, auf reines Wasser, das zur Kontrole verwendet wurde, nicht. Wurde dem durch Fleischsaft oder mechanischen Reiz (s. o.) erregten Käfer ein Stück Fleisch gereicht, so biss er lebhaft an und kaute. Nun trat aber ein merkwürdiges Verhalten ein: Er benahm sich dem Fleische gegenüber genau so, wie ein unverletzter Käfer gegenüber einem geschmacklosen Stoffe, oder einem solchen, dessen Geschmack rasch verschwindet (fleischsaftgetränktes Papier). Er drückte seine Unruhe durch lebhaftes Vibrieren der Taster aus, entfernte den Mund von der angebissenen Stelle, biss in eine andere ein, wühlte darin mit den Maxillen und wiederholte dies an mehreren Stellen, ohne wirklich zu fressen. Später, als sein Hunger noch mehr gestiegen sein musste, setzte er seine Versuche noch länger fort, stets in der beschriebenen Weise die Stelle am Fleische wechselnd, was gesunde Käfer nie thun, bis er schliesslich das Stück unbefriedigt fallen liess.

Dieser Versuch scheint mir zu beweisen, 1) dass äussere Geschmacksorgane existieren, 2) dass das innere Geschmacksorgan von grosser Bedeutung ist und durch die äusseren nicht ersetzt werden kann. Der Beweis für die Existenz äusserer Schmeckwerkzeuge ist ein strenger, denn ohne diese könnte der Käfer nicht nach Entfernung des Gaumenorgans noch auf Fleischsaft reagieren. Der Beweis für die Existenz eines inneren Geschmacksorganes ist nicht so sicher, weil, wie erwähnt, die Entfernung aller Taster und, mit diesen, aller äusseren Schmeckorgane, kaum ausführbar ist.

Das Verhalten des Käfers ohne Oberlippe lässt zweierlei Erklärungen zu: Entweder ist sein Benehmen bedingt durch den Verlust des inneren Schmeckorganes, indem er durch das äussere zwar zum Anbeissen veranlasst wird, dagegen, wenn der Bissen in den Mund kommt und hier wegen fehlenden Schmeckorganes geschmacklos erscheint, der Bissen nicht verschluckt wird. Oder aber, der Verlust der Oberlippe macht mechanisch das Schlucken unmöglich, der Käfer „glaubt“ aber, die Nichtverschluckbarkeit sei Schuld der Speise, nicht seiner Verstümmelung, von der er kein Bewusstsein hat; deshalb wechselt er die angebissene Stelle mit anderen, um geniessbarere Speise zu gewinnen.

Beide Auffassungen erklären die Thatsachen.

Bei den bisherigen Besprechungen habe ich die „kelchförmigen Organe“ an Fühlern und Tastern ganz beiseite gelassen, um sie gesondert zu besprechen. Ich finde in der ganzen Reihe der Insekten kein Tier, welches Organe aufweist, die mit diesem in nahe Beziehung gebracht werden könnten. Dass sie dem Geschmackssinne nicht dienen, glaube ich deshalb, weil sie an den Fühlern so ausserordentlich zahlreich sind, und gerade diese für das Schmeckvermögen augenscheinlich bedeutungslos sind.

Für diskutierbar halte ich zwei Auffassungen, die sich über die Funktion dieser eigenartigen

Organe aufstellen lassen. Sie könnten dem Riechvermögen für die Zeit des Aufenthalts an der Luft dienen, oder sie könnten Sinnesorgane sein, welche zur Regulierung des Schwimmens dienen, die Erhaltung des Gleichgewichts und die Orientierung über die Lage im Raume und über die Eigenbewegung des Tieres vermitteln. Da *Dytiscus* nicht selten das Wasser verlässt, und von seinen grossen Flügeln Gebrauch macht, wäre es nicht undenkbar, dass er während der Zeit des Aufenthalts an der Luft auch riechen könnte, wie andere Käfer. Es ist sogar sehr wahrscheinlich, dass ein gewisser geringer Grad von Riechvermögen vorhanden ist, doch weiss ich kein Moment anzugeben, welches nachweisen würde, dass *Dytiscus* vom Riechvermögen irgend welchen Gebrauch macht. Zunächst fielen alle meine diesbezüglichen Experimente negativ aus. Dass ferner die Wasserkäfer, wenn sie beim Fliegen Wasserflächen aufsuchen, sich hiebei vorzugsweise vom Gesichtssinne leiten lassen, habe ich schon früher erwähnt (216), auch dass verschiedene Angaben vorliegen, nach welchen die Käfer durch glänzende Glasflächen getäuscht worden sind (252). Das spricht gegen Leitung durch den Geruch des Wassers. Andererseits wird aber auch angegeben, dass *Dytiscus* in dunkler Nacht fliegend, selbst kleine Wasserpfützen mit trübem Wasser mit Sicherheit finden soll. Doch kann auch hiebei der Gesichtssinn immer noch leitend gewesen sein. Im Wasser scheint der Gesichtssinn wenig Wert für den Käfer zu haben, wenigstens sah ich Exemplare mit völlig exstirpierten Augen ebenso sicher schwimmen wie gesunde, und auch beim Suchen der Nahrung zeigten sie sich kaum ungeschickter.

Jedenfalls kann die Existenz eines mässig entwickelten Riechvermögens nach den vorliegenden Beobachtungen nicht mit Bestimmtheit in Abrede gestellt werden, und dann könnten die kelchförmigen Organe wohl seine Werkzeuge sein.

Ansprechender aber erscheint mir die erwähnte Annahme, dass der normale, adäquate Reiz dieser Sinnesorgane ein mechanischer ist, und dass diese dadurch zur Statik und Kinetik des Schwimmens in Beziehung stehen. Beim Schwimmen werden die Fühler seitwärts gestreckt gehalten und kehren damit gerade diejenige Seite nach vorne, welche unsere in Frage stehenden Organe trägt. Diese werden somit dem Wasserdruck beim Vorwärtsschwimmen direkt entgegengestellt. Werden die Fühler abgeschnitten, so ist das Schwimmen erschwert, noch viel mehr, wenn die Taster mit entfernt sind. Denn nach Entfernung der Fühler allein bleibt dem Tiere immer noch die ziemlich grosse Gruppe von kelchförmigen Organen auf dem Endgliede der Kiefertaster übrig, und erst, wenn auch diese fehlen, ist die Desorientierung und Gleichgewichtsstörung eine vollständige. Es treten dann alle die beschriebenen Störungen auf, der Käfer heftet sich mit Vorliebe an die Wand an, er ändert nie willkürlich die Richtung des Schwimmens, offenbar weil er gar keine Empfindung mehr vom Schwimmen und dessen Erfolg hat.

Gewiss fehlt es auch anderen gewandt schwimmenden und fliegenden Insekten nicht an Apparaten zur sensiblen Regulierung der Bewegung, ich erinnere nur an die Halteren der Zweiflügler, welche neuerdings nach E. Weinland (325) in diesem Sinne gedeutet werden. Warum freilich gerade bei einzelnen Familien die Apparate so besonders ausgebildet sind, entzieht sich vorläufig unserem Verständnis.

Für Organe des chemischen Sinnes halte ich bei *Dytiscus* ausschliesslich die Kegel der Gaumenplatte sowie die hohlen Grubenkegel von der Form der Figur 7, welche sich am Lippentaster, inneren Kiefertaster und Gaumenzapfen vorfinden; dagegen halte ich die massiven Grubenkegel, die Tastzäpfchen und die kelchförmigen Organe für Werkzeuge des mechanischen Sinnes.

Dass die Drüsen, deren Ausführungsgänge sich so vielfach in der Umgebung aller dieser Sinnesorgane finden, zur Sinnesthätigkeit, speziell vielleicht dem Geschmack, in irgend einer Beziehung stehen, halte ich deshalb für sehr unwahrscheinlich, weil sie auch z. B. in den Gruben der massiven Tastkegel in Menge münden. Wahrscheinlich liefern sie ein Sekret, das dem Chitin Schutz gegen Imbibition mit Wasser verleiht, vielleicht auch ein Exkret, analog dem Schweiss.

Nun noch einige Worte über die Bedeutung der Fühler und Taster im Ganzen.

Aus den mitgeteilten Versuchen geht deutlich hervor, dass die Bedeutung der Taster, wenigstens für den Aufenthalt im Wasser, grösser ist als die der Fühler. Ihre Resektion bedingt merkbarere Störungen. Zahlenmässig geht dies aus der Versuchsreihe hervor, die ich früher (216 pg. 35) veröffentlicht habe, und deren Resultat war, dass ein Fleischstück von unverletzten Tieren (sämtlich *Dytiscus marginalis*) 10 mal aufgefunden wurde, von Tieren mit Tastern, aber ohne Fühler 6 mal, mit Fühlern und ohne Taster 1 mal, ohne Fühler und ohne Taster keinmal. Am genannten Orte ist auch ausgeführt, dass der bei Entfernung der Taster wesentlich geschädigte Sinn der Tastsinn, nicht der Geschmackssinn ist.

Wasserkäfer, denen die Taster fehlen, sind im Kampf um's Dasein wesentlich schlechter gestellt, als gesunde unverletzte, und auch als solche, denen die Fühler fehlen. Beim Kampf um ein Stück Fleisch sah ich stets die tasterlosen den unverstümmelten Käfern weichen. Waren die Käfer zeitweise ohne Nahrung geblieben, so fiel ihnen einer aus der Gesellschaft zum Opfer, und es war stets ein Exemplar ohne Taster, welcher von den anderen aufgefressen wurde. Und dabei war dieses Opfer nicht etwa infolge der Operation gestorben, sondern es hatte wochenlang nach derselben gelebt und sich gut erholt. Trotzdem sah ich immer gerade diese Exemplare im Kampfe unterliegen, während der Verlust der Fühler nicht in diesem Sinne wirkte.

Wer Gelegenheit hat, Wasserkäfer länger zu beobachten, wird nicht Plateau zustimmen, welcher die Taster der Insekten, auch die der Käfer, als unnütz gewordene Organe auffasst, deren Verlust dem Tiere keinen Schaden bringe (240). Man braucht nur einen *Dytiscus* zu beobachten, welcher Nahrung wittert und sucht, und ihm ferner beim Fressen zuzusehen, um sich vom Gegenteil zu überzeugen.

Plateau hat die fressenden Insekten mit der Lupe betrachtet und gefunden, dass sie normal ihre Nahrung aufnehmen, auch wenn die Taster entfernt sind. Von *Dytiscus* giebt Plateau speziell an, dass er (das unverstümmelte Tier) beim Fressen die Fühler seitwärts vom Kopfe ausgestreckt hält, dass die Lippentaster, ohne das Futter zu berühren, nach unten und hinten gestreckt werden. Die Unterkiefertaster werden mit den Spitzen an das Fleisch angelegt, „mais [elles] ne tâtonnent pas.“

Ich hatte Gelegenheit, an etwa 40—50 Stück *Dytiscus marginalis* (♂ und ♀) Beobachtungen anzustellen. Sie verhielten sich im wesentlichen alle gleich. Ihre Fühler bleiben beim Fressen wie beim Ergreifen der Nahrung ausser Thätigkeit, ihr Fehlen stört beim Fressen gar nicht. Ist das vorgelegte Stück Fleisch sehr klein, so bleiben auch die Lippentaster ausser Thätigkeit, sie werden, wie auch Plateau angiebt, nur passiv mit der Unterlippe bewegt. Anders die Kiefertaster. Diese betasten lebhaft und andauernd das Fleisch, nur vorübergehend bleiben sie mit der Spitze, oder in ihrer ganzen Länge dem Fleischstücke angelegt. Sie scheinen

dann ausser zum Halten des Objektes auch zum Drehen und Wenden desselben zu dienen. Wie erwähnt, wird das Spiel der Taster ein besonders lebhaftes, wenn ein ungewöhnlicher Geschmackseindruck erzeugt wird, oder wenn das Tier durch eine ungeniessbare Masse getäuscht wurde, oder endlich, wenn ihm zuvor das Geschmacksorgan am Gaumen genommen worden ist.

Ist das zu bewältigende Stück Fleisch aber einigermassen gross, ist es namentlich langgestreckt, wie z. B. ein Regenwurm, der dem Käfer vorgeworfen wird, so treten auch die Lippentaster in Thätigkeit; sie werden in derselben Weise gebraucht wie die Kiefertaster, nur wird mit Vorliebe das Objekt (der Wurm) zwischen den langen dritten Tastergliedern eingeklemmt. (An diesen Gliedern befinden sich die charakteristischen grossen Grubenkegel.)

Ich freue mich, nach Anstellung der mitgeteilten Beobachtungen und Versuche meine Anschauung in einer Arbeit von G. Wasmann (320) bestätigt zu finden. Wasmann sagt mit Bezug auf Plateau's Versuche über die Bedeutung der Taster, dessen Versuche beweisen nicht, dass dieselben Tiere mit den Tastern sich nicht besser zu ernähren vermögen, als ohne die Taster, und dass die tasterlosen Individuen nicht unterliegen würden in der Konkurrenz mit den übrigen (s. o. pg. 81).

Wasmann sagt weiter: „Manche Coleopteren gebrauchen bei der Nahrungsaufnahme regelmässig ihre Kiefertaster als Finger, um den Bissen leichter in den Mund zu schieben, z. B. *Hydrophilus piceus;* andere z. B. *Staphylinus caesareus,* berühren wenigstens mit ihren Kiefertastern jeden Bissen bei jeder neuen Bewegung der Kiefer. Einige Käfer können nach Verlust sämtlicher Taster keine Nahrung mehr zu sich nehmen, sondern verhungern *(Hydrophilus piceus)*, andere vermögen zwar noch die Nahrung aufzufinden, fressen aber an derselben merklich unbeholfener als früher *(Dytiscus marginalis* und *Cybister virens)*. *Dytiscus marginalis* kann auch umgekehrt nach Verlust beider Fühler noch mittelst der Taster die Beute auffinden und an derselben, wie gewöhnlich, fressen. Erst wenn man ihm Fühler und Taster amputiert, ist er zum Hungertode verurteilt.“ —

Betreffs *Dytiscus* lassen meine mitgeteilten Versuche die weitere Präzision zu, dass die Taster weit wichtiger sind, als die Fühler, dass ihre Entfernung den Tastsinn mehr als den Geschmackssinn schädigt, und dass auch Käfer ohne Fühler und ohne Taster zum Fressen gebracht werden können. Hierbei spielt die Gewöhnung eine grosse Rolle; der Käfer gewöhnt sich rasch an seinen verstümmelten Zustand. Offenbar übernehmen andere Organe zum Teil die Funktion der verloren gegangenen, die Tiere können lernen, auf andere Weise als bisher ihren Zweck zu erreichen. So konnte ich drei Wochen nach der Operation Käfer zum Fressen bringen, die eine Woche zuvor Nahrung nur bei Anwendung besonderer Vorsichtsmassregeln, oft gar nicht, annahmen. Die ganze Haltung ist eine etwas andere als gewöhnlich, die Vorderbeine werden dauernd etwas vorgestreckt, wie um die eigentlichen Tastapparate zu ersetzen. Die Maxillen werden stets etwas geöffnet gehalten, wohl um den inneren Kiefertaster mehr zur Geltung kommen zu lassen und um das Geschmacksorgan im Munde zugänglicher zu machen.

Diese Angewöhnung an die neuen Verhältnisse ist ein Punkt, den Plateau unberücksichtigt gelassen hat. Er hat nach Entfernung der Taster zuerst Resultate erhalten, die mit meinen stimmen, dann aber wartete er längere Zeit nach der Operation, und fand nun das gewünschte Resultat. Ich muss betonen, dass zur Erholung von der Operation der Tasterresektion bei *Dytiscus* wenige Stunden hinreichen, und nicht die Aenderung, die nach Wochen eintritt, ist als Erholung zu deuten; diese stellt vielmehr, wie gesagt, ein vikariierendes Eintreten anderer Gefühlsorgane für die verloren gegangenen dar. Daraus, dass Insekten ohne Taster lange leben können, ergiebt sich nicht, wie Plateau meint, deren Nutzlosigkeit, namentlich nicht, wenn diese tasterlosen Tiere in die Freiheit zurückgelassen werden. Hier findet ein Raubkäfer oder Aaskäfer so viel Beute, dass er mit seinesgleichen kaum

ernstlich in Konkurrenz tritt [1]). Er ist vielleicht etwas ungeschickter geworden, und nimmt daher mit spärlicherer und namentlich wehrloserer Beute vorlieb, als ein gesunder Käfer. Daran ist wohl nicht zu zweifeln, dass bei Käfern und anderen Insekten ein hoher Grad von Luxuskonsumption stattfindet, den Bestand ihrer Organe können sie, zum mindesten vorübergehend, mit geringerer Nahrungsmenge erhalten, als sie in Wirklichkeit aufnehmen. Eine geringere „Erwerbsfähigkeit" infolge Verlustes der Taster kann dem Tiere zwar nicht verderblich, aber doch so hinderlich sein, dass der Verlust nicht als gleichgiltig zu bezeichnen ist. Ich will nicht als Beispiel den Menschen wählen, da dieser Kunsthilfe und Pflege Anderer hat, wenn er verletzt ist, aber zum Beispiel ein Triton, dem ein Bein fehlt, fristet gemütlich sein Leben weiter, bis es nachgewachsen ist, soll darum das Bein nutzlos sein? Einem Käfer kann man ein Beinpaar nehmen, ohne ihn dadurch zu vernichten oder für späterhin dem Untergang zu weihen. Solcher Beispiele liessen sich hunderte anführen.

Jedenfalls ist Plateau's Verallgemeinerung eine übereilte und nicht zutreffende; er schliesst aus Beobachtungen an zwei Insektenarten auf allgemeine Wertlosigkeit der Taster für das Riechvermögen, er stellt die Taster als allgemein entbehrliche Organe hin, auf Beobachtungen an ein paar Käfer- und Orthopterenarten hin; hätte er von den ersteren einen Hydrophiliden, von den letzteren eine Gryllotalpa benützt, so würde er sich anders haben ausdrücken müssen.

Unklar ist mir, worauf die Differenz in Plateau's und meiner Beschreibung des Verhaltens fressender Wasserkäfer beruht. Fast möchte man an Landessitte bei den Käfern glauben, da Plateau so bestimmt angiebt, dass seine Wasserkäfer das Fleisch nicht betasten, und da ein Zweifel an den Beobachtungen des hervorragenden Forschers nicht in Frage kommt.

Dass Plateau die Verwendung der Lippentaster nicht kennen lernte, wird seinen Grund darin haben, dass er seinen Käfern kleinere Fleischstücke als ich, und namentlich keine Würmer zum Fressen gegeben hat.

Ich möchte hier noch hinweisen auf einen von mir früher nur kurz berührten Punkt, die interessante Gestaltung des inneren Kiefertasters bei den Dytisciden. Derselbe ist für gewöhnlich nicht leicht sichtbar, da er dem Unterkiefer selbst ganz dicht anliegt. In Fig. 2 habe ich den Unterkiefer mit seinen beiden Tastern abgebildet und zwar der Deutlichkeit wegen so, wie er sich darstellt, wenn man durch Druck auf das bedeckende Deckgläschen den kleinen Taster etwas gegen die Lade des Kiefers verschiebt. Durch die im ersten Tastergliede sichtbare Sehne wird der Taster elastisch stets wieder an den Kiefer angedrückt und zwar so dicht, dass auf den ersten Blick beide Teile ein Ganzes zu sein scheinen. Der Taster reicht nicht ganz so weit wie der Kiefer, und trägt an seiner Spitze die beschriebenen und in Fig. 6 abgebildeten grossen Grubenkegel, hohle und massive, Geschmacks- und Tast-Kegel. Der Kiefer selbst entbehrt der Sinnesorgane völlig. Durch die Anordnung der beiden Teile zu einander wird es ermöglicht, dass, wenn der Kiefer in eine Beute eingeschlagen wird, der etwas kürzere Taster in die Oeffnung mit eindringt, und so im stande ist, gewisse chemische und physikalische Eigenschaften der angebissenen Masse erkennen zu lassen, wozu noch ein geringer Grad aktiver Tastfähigkeit und Beweglichkeit mithelfen mag.

Diese an einen genial ausgesonnenen Mechanismus erinnernde Kombination eines mecha-

---

[1]) Wo, wie meinen obigen Versuchen, im engen Raume, Konkurrenz verstümmelter und gesunder Käfer vorkommt, unterliegen die ersteren.

nisch **wirkenden Kiefers** mit einem **sensiblen Begleiter**, welcher selbst gegen starke mechanische Insulte durch die überragende Spitze des Kiefers geschützt ist, findet sich auch noch bei anderen vom Raube lebenden Wasserinsekten, z. B. der Larve von Perla und Chloroperla (Fig. 5). Bei Landraubinsekten hat der innere Kiefertaster mehr den Bau der anderen Taster, und scheint auch nicht in der beschriebenen Weise in die vom Kiefer geschlagene Oeffnung tastend und schmeckend mit einzudringen.

Ueber *Hydaticus cinereus*, mit welchem ich mich nicht beschäftigen konnte, existiert eine Mitteilung von Newport. Dieser Forscher, welcher die Insektenfühler für Hörorgane hält, sucht durch ein Experiment an genanntem Schwimmkäfer den Beweis zu erbringen, dass die Fühler nicht „Riechorgane" sind. Das von ihm geschilderte Verhalten des Käfers stimmt annähernd mit dem, was ich bei verwandten Formen beobachten konnte. Newport bewegte ein Stückchen rohes Fleisch an den Atemlöchern vorbei, ohne Erfolg; dann brachte er es nahe an die Fühler, „aber ohne die geringste Bewegung in diesen Organen hervorzurufen, während der Käfer wohl anfieng, seine Palpen lebhaft zu bewegen, als ob er die Gegenwart von irgend einer Sache wahrgenommen hätte, aber im übrigen blieb er bewegungslos wie vorher. Darauf wurden die Fühler mit dem Fleische berührt, und das Insekt zog sie sofort zurück, als ob es dadurch belästigt würde. Darauf wurde das Fleischstück auf ein Zoll Entfernung unmittelbar vor den Käfer gebracht, und sofort kamen die Palpen in lebhafte Bewegung und das Tier stürzte vorwärts, packte das Fleisch und begann es gierig zu verschlingen."

Newport zieht aus dem Versuche den Schluss, dass der Sitz des Geruchssinnes weder in den Luftlöchern, noch in den Fühlern sich befinde, „sondern sicherlich am Kopfe selbst." Auch bei anderen Insekten findet er den Geruchssinn in den Tastern.

Larve von Dytiscus marginalis.

Sie ist ein noch gierigerer Räuber, als der Käfer selbst, was wohl daraus erklärlich ist, dass sie nicht wie der Käfer die Nahrung zerkleinern und fressen kann, sondern sich mit dem Aussaugen der Beute begnügen muss. Sie bedarf daher einer weit grösseren Zahl von Opfern, von denen immer ein bedeutender Teil des Nährstoffes für sie verloren geht.

Die Hautsinnesorgane der Dytiscuslarve stehen mit denjenigen des fertigen Käfers in gar keinem Zusammenhange, haben dagegen viel Ähnlichkeit mit den bei anderen Larven vorkommenden Formen.

Die Larve ist an Sinnesorganen bei weitem ärmer als das fertige Insekt. Gemeinsam sind beiden Tastkegel, Haare und Gruben ohne Kegel. Die charakteristischen Larvensinnesorgane an den Spitzen von Fühlern und Tastern, sowie die eigentlichen glatten Haare am Kopfrande fehlen dem Käfer.

Beide Tasterpaare haben an der Spitze ganz zartes, dünnes und durchsichtiges Chitin, die verdünnte Endfläche trägt zartwandige blasse Kegel, deren Anordnung die Fig. 19 und 20 zeigen. An mit Carmin durchgefärbten Präparaten sieht man den Nerv in dem Taster, fast ohne an Dicke abzunehmen, sich bis ans Ende erstrecken und hier, zu einem Ganglion anschwellend, dicht unter den Kegeln endigen. Das Grundglied des Kiefertasters trägt an seinem Ende auf der Beugeseite einen hohlen dunklen Dorn (Fig. 21), welcher an seiner dünnchitinisierten Endfläche einige zarte Kegel zeigt;

nahe seiner Basis befindet sich eine der sogleich näher zu beschreibenden „Gruben." Einen eben solchen Dorn mit eben solcher Grube bemerkt man an der Spitze des Fühlers.

Hohle Grubenkegel finden sich nirgends, massive, etwas versenkt stehende Tastkegel sind vorhanden, aber im Verhältnis zum Fühler und Taster des Käfers sehr spärlich.

Die mehrfach vorkommenden Haare sind eigenartig gebaut, indem sie aus einem über die Chitinfläche sich erhebenden Becher mit zierlicher äusserer Skulptur sich erheben, lang und dünn sind. Sie finden sich auch an der Unterlippe, hier neben einigen kolossalen kegelförmigen Borsten, welche einen Hohlraum, mit Luft erfüllt, enthalten.

Sehr auffallende Bildungen sind die platten ruderförmigen Haarbildungen, welche den ganzen Vorderrand des Kopfes besetzen (Fig. 18 d.) Nur bei den Larven von Perla und Chloroperla habe ich ähnliche Bildungen (Fig. 62, 64) gesehen. Sie sitzen weiten Porenkanälen auf; man bekommt zuerst den Eindruck, der Inhalt desselben setze sich in das Haar fort, in anderen Fällen glaubt man an letzterem an der Basis ein enges Lumen zu sehen, das sich weiterhin im Haar seitlich stark erweitert, und gegen dessen Ende hin nur noch von einer zarten Decke umschlossen scheint. An den nicht seltenen abgebrochenen Haaren erkennt man indessen deutlich, dass das Ganze ein sprödes Chitingebilde ist, dessen Struktur einen nervösen Inhalt vorzutäuschen geeignet ist. Selbst das so zart erscheinende Ende des Ruders giebt einen scharfkantigen Bruch. Der Inhalt färbt sich mit Carmin nicht. Bei genauer Untersuchung glaube ich auch direkt zu sehen, dass der Porenkanal an der Basis des Haares seinen Abschluss erreicht, und sich also nicht ins Haar fortsetzt.

Hinzutretende Nerven sah ich nicht, will aber ihr Vorhandensein nicht bestreiten.

Ich will an dieser Stelle Gelegenheit nehmen, ausführlicher eine Gattung von Organen zu besprechen, die wahrscheinlich den Sinnesorganen zuzuzählen sind, deren Funktion aber mir gänzlich unklar ist. Ich habe sie oben als Gruben ohne Kegel bezeichnet, und ihr Vorkommen bei *Dytisciden* und ihren Larven erwähnt. Ganz besonders auffallend ist, dass diese Gruben bei Wasser- und Landinsekten in ganz der gleichen Weise vorkommen, und bestimmte Plätze mit besonderer Häufigkeit von ihnen eingenommen werden. Ausserdem ist zu bemerken, dass sie nur bei Käfern, Orthopteren und Neuropteren häufig sind; bei Hymenopteren und Schmetterlingen sah ich sie nicht, dagegen bei Raupen.

Da diese Organe bisher, soviel ich weiss, nicht beschrieben sind, habe ich in den Fig. 22—24 einige Formen derselben abgebildet.

Immer findet man das im übrigen gleichmässig dicke Chitin in der Gegend der Grube von aussen und innen her rasch sich verdünnend; an der Stelle, wo die Aussenfläche des Chitines sich zur eigentlichen Grube einsenkt, kommt ihr die Innenfläche entgegen, indem sie einen weiten cylindrischen Porenkanal bildet. Ueber den Boden der Grube, oder, was dasselbe sagen will, über den äusseren Abschluss des Porenkanals habe ich bis jetzt ganz klare Bilder nicht bekommen können. Sicher ist, dass die Gestalt des Grubenbodens sehr wechselt, dass sie nach aussen konkav, konvex oder eben sein kann, und zwar bei einem und demselben Tiere verschieden an zwei korrespondierenden Stellen. Auch die Form des Porenkanals wechselt sehr. Am seltensten trifft man den Grubenboden kuppelförmig gewölbt (Fig. 22), viel häufiger beobachtet man Organe von der Form der Fig. 24. Zutretende Nerven habe ich mit Sicherheit nicht erkennen können.

Diese Gruben stehen fast stets solitär, zuweilen 2—3 beisammen, nie in grösseren Gruppen vereinigt. Besonders häufig findet man sie an den Grundgliedern der Taster bei Käfern und deren

Larven, bei letzteren noch regelmässiger, und auf die ganzen Taster und Fühler spärlich verteilt. Ferner fand ich sie bei Neuropterenlarven und Schmetterlingsraupen an verschiedenen Stellen.

Aus der Art ihrer Verbreitung lässt sich, wie mir scheint, über ihre Bedeutung nichts erschliessen. Es ist mir nicht einmal ausgemacht, dass es sich um Sinnesorgane handelt; selbst der Nachweis zuführender Nerven würde daran nichts ändern, da auch etwaige drüsige Apparate mit Nerven versorgt sein könnten.

Für den Fall, dass die Gruben Sinnesorgane sein sollten, glaube ich doch nicht, dass man sie dem chemischen Sinne zuzählen dürfte, denn ihr Vorkommen ist nicht an die Orte chemischer Reizbarkeit geknüpft.

Ich glaube, nach den vorliegenden Daten ist es nicht möglich, über die wirkliche Funktion dieser Organe auch nur eine Hypothese aufzustellen.

Sehr auffallend und ebenfalls hierherzuzählen sind gewisse Gebilde, die sich an den Tastern vieler Käfer finden, und unzweifelhafte Uebergänge zu den eben beschriebenen „Gruben" aufweisen. Es sind dies kugelige Ausstülpungen des Tasterinhalts, der Weichteile, in die dicke Chitinwand hinein (Fig. 9 c). Diese Gebilde wären mit jenen Gruben identisch, wenn von aussen eine Einstülpung der inneren entgegenkäme; statt dessen endigt die letztere blind in der Wand. In anderen Fällen besteht zwar eine Verbindung zwischen der inneren Einstülpung mit der Aussenfläche durch einen feinen Gang im Chitin, welcher nun wieder so weit werden kann, dass man den Übergang zu den eigentlichen Gruben erhält. Die Formen, welche einen ganz engen Gang aufweisen, und welche beispielsweise an den Grundgliedern der Taster von *Acilius* vorkommen, erinnern viel eher an Drüsen, als an Sinnesorgane.

In Fig. 18 habe ich durch Sternchen alle diejenigen Stellen der Mundteile der Dytiscus-Larve bezeichnet, an welchen ich die rätselhaften Gruben fand.

Versuche mit der Dytiscus-Larve.

Diese Tiere sind in hohem Grade von ihrem Gesichtssinne abhängig. Daneben scheinen Bewegungen des Wassers durch etwaige Beute zu deren Auffindung verwertet zu werden. Der Geschmack ist beim Aufsuchen der Nahrung völlig wertlos, er spielt seine Rolle erst, wenn die Beute schon ergriffen ist. Die Larve beisst, wenn sie einigermassen hungrig ist, in jeden vorgehaltenen Gegenstand, dessen Bewegung sie durch Gesicht und Gefühl wahrnimmt, ganz gleichviel, ob es ein Glasstab, ein Stück Filtrierpapier, Fleisch, oder eine andere Larve derselben Art ist. Zeigt der angebissene Gegenstand eine entschieden andere Konsistenz als ihre gewöhnliche Nahrung tierischen Ursprungs (z. B. Metall, Glas, Holz), so begnügt sie sich mit einmaligem Schnappen und lässt dann ab. Dagegen packt die Larve weiche Gegenstände, wie Filtrierpapierbälle mit ihren Zangen und lässt sie erst nach einigen Sekunden wieder los. Fleisch lässt sie unter normalen Umständen nicht wieder los, wenn sie gesättigt ist.

Während des Saugens wird der Dorn am ersten Gliede des Kiefertasters (Fig. 18 g, Fig. 21) von beiden Seiten in das Fleisch gedrückt, lebende Beute wird hiedurch fixiert. Die Spitzen der Fühler mit ihrem Dorne werden, wenn das Fleischstück gross genug ist, ebenfalls an dasselbe angedrückt. In diesem Eindrücken eines mit Sinnesorganen versehenen Teiles in die Nahrung glaube ich eine Analogie mit der Verwendung des inneren Kiefertasters beim Wasserkäfer (s. o. pg. 83) sehen zu dürfen. Hier wie dort dienen die betreffenden Organe wohl zugleich dem Geschmackssinn und dem Tasten. Tastende Bewegungen der Fühler und Taster wie beim Käfer habe ich nie bemerkt.

Wurden Fühler oder Taster entfernt, so wird immer noch wie gewöhnlich Fleisch angebissen, ebenso noch nach Verlust der Fühler und Kiefertaster. In letzterem Falle wird aber auffallend schnell das Fleischstück verlassen, etwa wie wenn das unverletzte Tier in geschmackloses Filtrierpapier gebissen hat. Dies würde für Schmeckvermögen der abgeschnittenen Teile sprechen. Die für genaue Prüfung des Geschmackssinnes so wertvolle Reaktion der Raubinsekten auf Fleischsaft kannte ich zur Zeit, als ich diese Versuche anstellte, noch nicht, und konnte seitdem leider frisches Material an Larven nicht erhalten.

Zwei auf die angegebene Weise operierte Larven, welche also von den Kopfanhängen nur noch die kleinen Lippentaster besassen, zeigten übereinstimmend einige merkwürdige Reaktionen. Wenn ich, während die Larven in flachem Wasser sich befanden (von diesem ganz überdeckt), auf ihren Kopf vorsichtig einen Tropfen starker Zuckerlösung fliessen liess, reagierten beide Tiere jedesmal durch eine kurzdauernde schlängelnde Bewegung des ganzen Körpers. Man könnte daran denken, dass diese Bewegung mit dem Einsaugen der süssen Flüssigkeit verknüpft sei, doch habe ich beim Aussaugen der Beute ähnliches nie gesehen. Es gelang zuweilen bis zwölfmal regelmässig hintereinander dieselbe Reaktion zu erzielen, so dass an Zufälligkeit nicht zu denken ist.

Nun liess ich in der gleichen Weise eine Lösung des „leichtlöslichen Saccharins“ zufliessen, die ich so verdünnt hatte, dass sie für meinen Geschmack an Intensität der Süssigkeit jener Zuckerlösung etwa gleich war. Einen Tropfen dieser Lösung liess ich auf einen Tropfen Zuckerlösung folgen; er wirkte wie dieser, aber schon der zweite Tropfen bewirkte heftige Bewegungen des ganzen Tieres, welches zu entfliehen suchte. Bei vielfachen Wiederholungen der Versuche ergab sich stets dasselbe Resultat.

Wenn eine unverletzte Dytiscuslarve nicht allzusehr ausgehungert ist, lässt sie sich durch Saccharinlösung, welche über das angebissene Fleischstück hinfliesst, mit Sicherheit von diesem vertreiben. Die Existenz äusserer Schmeckorgane ist damit erwiesen, denn die Kieferzangen selbst sind so tief im Fleische vergraben, dass die Saccharinlösung nicht so rasch in die Mundhöhle durch die Kiefer hindurch gelangen kann.

Zuckerlösung hat diese Wirkung nie, Glycerin zuweilen, aber in weniger deutlicher Weise. Selbst Chininbisulfat und verdünnte Essigsäure wirken nicht so heftig wie Saccharin; Glycerin veranlasste zuweilen jene schlängelnden Bewegungen (wie der Zucker), nach 3—4 Tropfen bewegte sich das Tier aber jedesmal langsam weg.

Die Einwirkung der abstossenden Stoffe erfolgt übrigens, wie ich öfters bemerken konnte, nicht im Moment der Berührung des Reizstoffes mit den Tastern, sondern merklich später. Dies könnte vielleicht auf ein im Inneren der Mundhöhle liegendes Schmeckorgan hindeuten. Auch dass nach Resektion von Fühlern und Tastern Geschmacksreaktion, wenn auch abgeschwächt, erhalten bleibt (s. o.) liesse sich für diese Ansicht verwenden. Ich konnte jedoch bis jetzt kein solches inneres Schmeckorgan finden, und auch Gazagnaire hat dasselbe vergeblich gesucht. Ein äusseres Schmeckorgan in Fühlern und Tastern scheint mir sicher vorhanden zu sein, und zwar dürfte dieses wohl in den zarten Kegeln der Tasterspitzen und denjenigen des Dorns an der Fühlerspitze und am Kiefertaster seinen Sitz haben. Eigentliches Tasten mit den Tasterspitzen beobachtete ich nicht, und dieser Umstand, verbunden mit ihrem zarten Bau spricht entschieden für Schmeckthätigkeit. Von den ruderförmigen Haaren ist sicher keine chemische Sinnesthätigkeit zu erwarten.

Hydrophiliden.

Von diesen hier nicht häufigen Wasserkäfern stand mir nur **Hydrophilus** *(Hydrobius, Hydrous)* **caraboides** lebend zu Versuchen zu Gebote, zur anatomischen Untersuchung auch *Hydrophilus piceus* und eine grosse javanische Spezies. Zwischen den dreien bestanden nur geringe Unterschiede.

Was diese Wasserkäfer von den Schwimmkäfern *(Dytisciden)* auf den ersten Blick unterscheidet, ist der vollständige Nichtgebrauch der Fühler im Wasser. Man sieht dieselben gar nicht, da sie der Brustwand unten angelegt sind und sich hier in der Luftschicht befinden, welche der ganzen Unterfläche dieser Käfer anhaftet. Dagegen sind die Kiefertaster so lang, dass man sie für Fühler halten könnte. Nimmt man aber den Käfer aus dem Wasser, so kommen jetzt plötzlich die blattartig verbreiterten Fühler zum Vorschein, er benützt sie dann geradeso, wie ein Lamellicornier, bewegt sie lebhaft und streckt sie zuweilen wie witternd aus.

Die Erhaltung der Taster ist hier eine noch notwendigere Bedingung für die normale Existenz des Tieres, als bei *Dytiscus* und seinen Verwandten. Auch als mechanische Hilfsmittel bei der Nahrungsaufnahme werden sie hier wie dort verwendet, bei den *Hydrophiliden* in noch ausgeprägterer Weise. Nach E. Wasmann (s. das Citat oben pg. 82) ist *Hydrophilus piceus* ohne Taster nicht im stande zu fressen. Dasselbe beobachte ich bei *Hydrophilus caraboides*. Bei dem gänzlichen Mangel aller Tastorgane (die Fühler zählen ja hier nicht als solche), ist der Käfer nach Verlust der Taster nicht mehr befähigt die Gegenwart der Nahrung zu erkennen.

Übrigens ist *Hydrophilus caraboides* gegen Geschmacksreize nicht so empfindlich, wie die *Dytisciden*, er frass ruhig weiter, wenn seine Taster sich in chininhaltigem Wasser bewegten, wie es der Fall war, wenn ich von oben her Chininlösung auf seine kauenden Mundteile fliessen liess.

Mit dieser Unempfindlichkeit stimmt auch die verhältnismässig geringe Zahl von Sinnesorganen an den Tastern. Die Endglieder besitzen an meinen Präparaten eine flache Grube, aus welcher wenige blasse Kegel hervorragen. Ich habe die Vermutung, dass diese grubenartige Einsenkung Kunstprodukt ist, entstanden durch Einsinken der wahrscheinlich dünnchitinisierten Tasterendfläche, wie sich solche auch bei anderen Käfern *(Carabus)* beobachten lässt.

Die im Gegensatze zu *Dytiscus* ziemlich zahlreichen Haare sind charakteristisch gestaltet, indem sie, einem engen, etwas geneigten Porenkanal aufsitzend, sich über ihrer Basis sofort der Tasterspitze zukrümmen, und so dem Taster beinahe anliegen.

Am Lippentaster finden sich sehr lange Haare, in Gruppen zusammen stehend.

Ziemlich zahlreich finden sich bei *Hydrophiliden* Gruben, wie ich sie bei der *Dytiscus*-Larve näher beschrieben habe. Bei diesen Käfern kommen die verschiedensten Formen der Gruben vor, und namentlich auch solche, welche, von innen her in's Chitin eindringend, die Aussenfläche desselben nicht erreichen. Sie sind auch hier rätselhaft in ihrer Bedeutung.

Gelegentlich will ich erwähnen, dass ich in sämtlichen Tastern eines nur mit Alkohol behandelten *Hydrophilus caraboides* massenhafte kristalloide Körper fand, welche namentlich die grossen blasenförmigen Erweiterungen der Tracheen in bedeutender Zahl umgaben. Ihre Grösse ist 10—25 μ, ihre Gestalt zeigt die nebenstehende Skizze. Ähnliches habe ich bei keinem Insekt gesehen.

Die Fühler der *Hydrophiliden* sind entschieden nur für das Luftleben bestimmt; ihr Fehlen beeinträchtigt die Ausübung der normalen Funktionen im Wasser durchaus nicht. Die auf ihren sicht-

baren zahlreichen Sinnesorgane sind von Leydig (183) beschrieben. Die Fläche der verdickten Endglieder ist von dunklen feinen Chitinborsten dicht besetzt, welche eine Skulptur der Aussenfläche, keine Sinneshaare, darstellen. Sie lassen an vielen Stellen kreisrunde Lücken, deren Durchsichtigkeit sie von dem umgebenden dunklen Chitin deutlich abhebt. Diese Lücken sind es wohl, die Leydig Gruben nennt. Bei stärkerer Vergrösserung zeigt sich in ihnen ein in einer ganz flachen Vertiefung stehender blasser kurzer Kegel, wie ihn F. Ruland (271) beschrieben und abgebildet hat. Die Zahl der Kegel ist eine sehr grosse. Man wird in ihnen die spezifischen Organe eines nur an der Luft funktionierenden Sinnes sehen dürfen, welche den Kegeln auf den Fühlern anderer Käfer entsprechen, somit Riechorgane.

Ein Geschmacksorgan am Gaumen habe ich bis jetzt bei *Hydrophilus caraboides* nicht finden können. Zusammengehalten mit dem leicht zu findenden Schmeckorgane bei *Dytiscus* ist dieses negative Resultat sehr auffallend.

Landkäfer.

Entsprechend dem Grundgedanken meiner Arbeit, hauptsächlich die seither wenig untersuchten Wassertiere experimentell in Angriff zu nehmen, werde ich mich bei den Landkäfern kürzer fassen können als bei den Wasserkäfern, welche so reichlich Stoff zu Beobachtungen gaben. Auch sind wir über die Organe des chemischen Sinnes und die Äusserungen dieses Sinnes weit besser unterrichtet, als dies von den Wasserkäfern zu sagen ist, bei denen jede Kenntnis des Riech- und Schmeckvermögens bisher fehlte. Eine ganze Reihe von Forschern hat sich mit mehr oder weniger Glück der Erforschung dieser Sinnesthätigkeiten bei den genannten und den übrigen Landinsekten zugewandt. Als die wertvollsten und gelungensten Versuche dürften wohl hier wie auf den benachbarten Gebieten die Versuche von Forel zu bezeichnen sein, auf welche wir noch des öfteren zu sprechen kommen werden. Es kann nicht Aufgabe einer Arbeit wie der vorliegenden sein, historisch anzuführen, wie sich die Forscher bemühten, die schwierige Frage nach der Bedeutung der Fühler und Taster (welche mit der Frage nach dem Sitze von Geruch und Geschmack zusammenfällt) auf verschiedene Weise zu lösen. Ein kritisches Referat hierüber würde allein schon ein Buch füllen [1]). Nicht einmal die Namen aller jener Forscher kann ich hier aufführen, muss daher in dieser Hinsicht auf mein Litteraturverzeichnis verweisen, in welchem ich möglichste Vollständigkeit angestrebt habe. Neben der schon genannten von Forel sind es hauptsächlich Arbeiten von Graber, Perris, Leydig, Kräpelin, Hauser, Ruland, und vom Rath, welche hier besonders in Betracht kommen werden.

Ich beschränke mich demnach im Folgenden darauf, das mitzuteilen, was ich mir nach eigenen Untersuchungen und nach gewonnenem Überblick über die Litteratur als Ansicht bilden konnte, und erwähne fremde Arbeiten fast nur, wo ich gegen eine in ihnen vertretene Ansicht oder Angabe mich aussprechen muss. Vieles Irrtümliche in früheren Arbeiten, sowohl histiologischen wie experimentellen Inhaltes, ist längst durch neuere Arbeiten widerlegt.

Der Geschmacksorgane der Käfer gedenke ich weiter unten zusammen mit denjenigen aller Insekten überhaupt.

---

[1]) Ein vorzügliches kritisches Referat, das nach Möglichkeit kurz gefasst ist, und bis 1883 reicht, findet sich bei Kräpelin (161). Seit 1883 ist freilich die Litteratur über den Gegenstand wieder ganz bedeutend angewachsen.

Riechvermögen und Riechwerkzeuge der Käfer.

Trotz der vielen diesen Punkt betreffenden Arbeiten, welche vorliegen, herrscht unter den Autoren keine Einigkeit über den Sitz des Riechorganes der Käfer. Die einen verlegen dasselbe in die Fühler, andere in die Taster, andere an andere Stellen. Ich glaube, diese Uneinigkeit hat ihren guten objektiven Grund: Es giebt eben kein einheitliches Riechorgan für alle Insekten, welches überall denselben Sitz hätte. Wenn für eine Familie der Insekten der Sitz des Riechvermögens in den Fühlern nachgewiesen ist, so ist damit noch nicht gesagt, dass jene Sinnesthätigkeit bei einer zweiten Familie nicht in den Tastern lokalisiert sein könnte. Dies gilt auch für die Geschmacksorgane, über welche die verschiedensten Ansichten aufgestellt waren, indem der eine Autor sie an die Zungenspitze, der andere an die Zungenbasis, der dritte an den Epipharynx verlegte u. s. f. und jeder immer die Anschauung des Vorgängers befehdete. Die richtige Entscheidung hat hier Forel gegeben (106), indem er sagte, ihm scheinen alle diese Forscher recht zu haben in Beziehung auf diejenige Insektenfamilie, die sie speziell untersucht hatten. Alle jene Organe sind wirklich Geschmacksorgane, unrichtig war nur der Schluss früherer Autoren, dass bei allen Insektenfamilien die Geschmacksorgane immer an morphologisch gleichwertigen Stellen zu suchen sein müssten. Wir haben vor allem zu berücksichtigen, dass es unter den Wirbellosen nicht wie bei den Wirbeltieren einen morphologisch und entwicklungsgeschichtlich wohl charakterisierten Riechnerven und Schmecknerven giebt, dessen Endorgane ein für allemal diesen chemischen Sinnen dienen. Es steht dies mit meiner oben und in früheren Arbeiten entwickelten Anschauung von den Wechselsinnesorganen in so vollkommenem Einklang, dass ich hier nicht näher darauf zurückzukommen brauche. Auch wie sich meine Auffassung zu derjenigen Graber's verhält, habe ich schon oben zur Genüge erörtert.

Als erledigt und der Besprechung nicht mehr bedürfend, kann ich wohl die Anschauungen älterer Zeit betrachten, wonach das Riechvermögen sein Organ an den Tracheenmündungen, im Munde und Schlunde und an einer Stirnfalte oder den Halteren haben sollte. Auch ich habe nie einen Anhaltspunkt für jene Anschauungen finden können. Ernstlich in Frage kommen nur die Fühler und Taster. Ich möchte mein Ergebnis von vornherein dahin zusammenfassen, dass bei allen mit feinem Geruchssinne begabten Käfern und überhaupt Insekten der Sitz des diesem Sinne dienenden Organes die Fühler sind, dass aber zweifellos einzelnen Insektenfamilien, speziell auch einzelnen Käfern, Riechvermögen der Taster nicht fehlt.

Nicht alle Insekten, und auch nicht alle Käfer benötigen eines feinen Riechvermögens, und bei ihnen ist es dann auch wirklich nicht hoch entwickelt. Wie bei Dunkeltieren sich die Augen rückgebildet oder mangelhaft entwickelt haben, so die Riechorgane bei denjenigen Insekten, welche infolge ihrer natürlichen Lebensbedingungen nicht in die Lage kommen, ihren Geruchssinn viel zu verwerten und zu üben. Namentlich das Erkennen eines Gegenstandes (wie der Beute, des anderen Geschlechtes, eines Feindes) aus weiter Ferne ist bei den einzelnen Arten und Familien von sehr ungleicher Bedeutung. Einzelne verwenden dazu vorzugsweise den Gesichtssinn, andere aber den Geruchssinn; in entsprechendem Masse ist dann die Feinheit dieser Sinne entwickelt. Gerade auch unter den Käfern finden wir sehr grosse Unterschiede in dieser Richtung, was leicht zu begreifen ist, da wir unter diesen Insekten die verschiedensten Arten des Nahrungserwerbes vereinigt sehen, es giebt unter ihnen Räuber, Blumenbesucher, Blattfresser, Aasfresser u. s. w.

Ebenso mannigfaltig wie die Ernährungsweise und Lebensweise der Käfer ist nun die Gestaltung ihrer Fühler und der auf ihnen befindlichen Riechorgane.

Am meisten histiologisch untersucht sind die Lamellicornier. Auch zu Versuchen hat man sie vielfach benützt, da erstens bei einem Teile von ihnen Äusserungen des Riechvermögens unzweideutig feststehen, und zweitens weil hier die kurzen Fühler mit ihrer verhältnismässig ausserordentlich grossen Oberfläche zu Riechwerkzeugen besonders geeignet scheinen. In der That darf man auch sagen, dass bei den Lamellicorniern der Geruch sein Organ sicher in den Fühlern hat und sehr fein entwickelt ist. Hiefür spricht die ganz charakteristische Art, wie diese Käfer die Fühler bewegen, wenn ein Gegenstand von bestimmtem Geruche, selbst wenn er dem Tiere nicht sichtbar ist, diesem genähert wird. Der vorzugsweise erregende Geruch ist für jeden Käfer wieder ein anderer, je nach dessen Lebensweise; so wird *Geotrupes* durch Mist, *Cetonia* durch Honig, *Necrophorus* durch Aas erregt und angelockt. Für den letztgenannten Käfer hat nun schon Forel angegeben, dass die Äusserungen des Riechvermögens nach Resektion der Fühler gänzlich verschwinden. Ich kann dies nach vielfachen Versuchen bestätigen, ebenso für *Geotrupes* und *Cetonia*. Einem *Necrophorus* ohne Fühler kann man faules Fleisch ganz unmittelbar vor den Kopf hinlegen, ohne dass er irgendwie reagiert, während der unverletzte in derselben Lage keinen Augenblick zögert, sich auf die Beute zu stürzen. Sowie man dagegen die Mundteile berührt, beginnt auch der fühlerlose Käfer eifrigst zu fressen. Ebenso ist es bei *Cetonia aurata*. Auch lassen sich fühlerlose Käfer der genannten Arten beim Fressen viel weniger leicht durch auf sie einwirkende Gerüche von ätherischen Ölen etc. stören, als die unverletzten. Dagegen wirken stark reizende Stoffe (Aether, Benzol, Toluol, Rosmarinöl) auf obige Käfer wie auch auf fühlerlose Maikäfer deutlich reizend, wenn die riechende Substanz dem Kopfe auf 1 cm Abstand nahe gebracht wurde. Ein Ausweichen vor einem Tropfen jener Flüssigkeit auf grössere Entfernung findet nicht statt, erst unmittelbar vor demselben machen die der Fühler beraubten Käfer Halt.

Graber (181) glaubte bei *Lucanus cervus* nachgewiesen zu haben, dass Fühler und Taster für den Geruch ziemlich gleichwertig sind, und zwar in der Weise, dass er ätherische Öle einmal den Fühlern, das anderemal den Tastern nahe brachte, und die Zeit feststellte, binnen welcher sich Reaktion beobachten liess. Dazu ist zu bemerken, dass er die Riechstoffe wohl sehr nahe an die Fühler bezw. Taster gebracht haben muss, um von isolierter Reizung eines der beiden Teile sprechen zu können. Denn wenn der Riechstoff vom Kopfe des Tieres 1 cm entfernt war, war die Entfernung der Taster von den Fühlern zu gering, um gegen jene Entfernung noch in Betracht zu kommen, und es wurden beide Teile gereizt. War aber der Reizstoff den Fühlern ganz nahe gebracht, so fielen sicher auch noch die Taster in seinen Dunstkreis, und die Reizung war doch keine isolierte. Übrigens erhält man auch bei Käfern ohne Fühler und ohne Taster eine deutliche Unlustäusserung und Rückzug, wenn ein so starker Reizstoff sehr nahe (2 mm) an den Kopf gebracht wird. Ich glaube, dass hiebei die Geschmacksorgane an den Lippen und dem Gaumen gereizt werden. In dieser Hinsicht ist nicht ohne Interesse, dass bei Graber's Versuchen gerade derjenige Stoff, welcher allein im Wasser sich leicht löst, die verdünnte Buttersäure, am Munde entschieden stärker wirkt, als man nach ihrer Indifferenz gegen die Fühler erwarten sollte. Gleiches konnte ich bei Alkohol und Holzessig bemerken, und es ist nicht unmöglich, dass der Grund für diese Erscheinung in der leichteren Löslichkeit in der Mundflüssigkeit, gegenüber den ätherischen Ölen, zu suchen sei. Ich habe mit *Lucanus cervus* nicht experimentiert, glaube aber auf Grund der vorstehenden Erwägungen und meiner Versuche an anderen Lamellicorniern behaupten zu dürfen, dass die Angabe Graber's von der Gleichwertigkeit von Fühlern und Tastern für das Riechen irrtümlich ist. Vielmehr wird auch hier der Geruchssinn sein

Organ in den Fühlern haben, und die Taster werden nur geringen Anteil am Riechvermögen haben; sie werden bei den Lamellicorniern wie bei vielen anderen Insekten zum Beriechen aus nächster Nähe, verbunden mit Tasten, dienen können (Riechtasten).

Anatomisch habe ich bis jetzt nur die Maikäferfühler genauer untersucht, und im wesentlichen das bisher Bekannte bestätigen können. Wie O. vom Rath und Ruland richtig angeben, ist die Meinung Kräpelin's, dass in jeder der zahlreichen Fühlergruben ein Haar sich finde, irrtümlich. O. vom Rath beschreibt die Organe im wesentlichen richtig, bildet sie aber etwas unvollkommen und unnatürlich ab. Ruland stützt seine Behauptung, dass die Chitinhülle von Riechorganen stets durchbrochen sein müsse, ausgesprochenermassen auf seine Befunde bei Melolontha. Es ist somit wohl nicht überflüssig, wenn ich auf die Hautsinnesorgane gerade dieses Käfers etwas näher eingehe. Auch bin ich von meiner früheren Arbeit her (über „die niederen Sinne der Insekten", welche eine vorläufige Mitteilung eines Teiles dieser vorliegenden Arbeit darstellt), noch den Nachweis schuldig, inwiefern ich die Angaben der Autoren über durchbohrte Chitinkegel nicht anerkennen kann. Herr Rawitz, welcher über jene Arbeit in der „naturwissenschaftlichen Rundschau" referiert hat, wird alsdann die Möglichkeit haben, „die Grenze zu erkennen, wo die Erfahrung aufhört und die Spekulation beginnt, und ob die Ansichten des Verfassers auch immer aus den Thatsachen abzulesen sind."

Ich finde an den Maikäferfühlern in der Hauptsache 4 Arten von Sinnesorganen (Fig. 106), zwischen welchen jedoch teilweise Übergänge bestehen. Es sind dies:

1) Kuppelförmige Organe. Von diesen finden sich verschiedene Grössen, welche bis um das dreifache im Durchmesser sich unterscheiden. In einer steilwandigen, tiefen Grube steht eine zartkontourierte Kuppel, die oben abgeflacht ist, und zuweilen bis nahe an den Grubenrand heraufreicht. Anstatt näherer Beschreibung diene die Fig. 106. a, e. Der zugehörige Porenkanal besitzt meist einen bedeutend geringeren Durchmesser als die Kuppel. Der Inhalt von Kuppel und Kanal färbt sich mit Hämatoxylin, stärker noch mit Nigrosin, und lässt namentlich bei ersterer Färbung zuweilen deutlich einen dunkleren zentralen Strang erkennen, der an der Oberfläche der Kuppel sich flächenhaft ausbreitet, wie dies Ruland richtig abgebildet hat. Diese Organe sind weitaus die zahlreichsten am Maikäferfühler. Viel seltener finden sich die

2) schüsselförmigen Organe, bestehend aus einer flachen Kuppel, auf welcher eine aus Chitin gebildete Schüssel aufsitzt, wie dies Fig. 106 b zeigt. Dies seltsame Gebilde wird verständlicher, wenn man die bisher nicht bekannten, aber recht zahlreichen Übergangsformen zwischen 1) und 2) berücksichtigt, welche einen nahen Zusammenhang zwischen beiden erkennen lassen. Diese habe ich in Fig. 106 f und Fig. 106 g abgebildet, sie sind wohl ohne Erklärung verständlich, und bilden die Mittelglieder zwischen den Kuppeln einerseits, den Schüsseln andererseits.

3) Haare in Gruben, auf einer ganz flach gewölbten dünnwandigen Kuppel stehend (Fig. 106 c). An Zahl stehen sie zwischen 1) und 2). Die Länge des Haares ist 1 μ, die Dicke 0,1 μ, seine Farbe an Hämatoxylinpräparaten blassbläulich. Bei 1000facher Vergrösserung und Verwendung einer guten Immersionslinse war es mir nicht möglich, zu erkennen, ob das Haar hohl und mit plasmatischem Inhalte erfüllt, oder homogen ist. Ich bezweifle auch die Möglichkeit einer solchen Erkenntnis mit den jetzigen Hilfsmitteln, denn eine doppeltkontourierte Wandung kann hier allzu leicht durch die Lichtbrechungsverhältnisse im Chitin vorgetäuscht werden. Deshalb halte ich es auch für unmöglich, zu erkennen, ob das Haar nach der von Ruland verwendeten Methode des Kochens mit Kalilauge noch mit Inhalt erfüllt oder hohl ist. Auch massive Chitinhaare werden durch Kalilauge so durchsichtig, dass sie leicht zu dem Glauben veranlassen können, sie hätten einen vorher vor-

handenen Inhalt jetzt verloren. Sind aber, was ja nicht unmöglich ist, die Haare wirklich hohl, so hat Ruland jedenfalls diese Thatsache und die weitere der Durchbohrung an der Spitze nicht, wie er meint, damit bewiesen, dass er nach Kochen mit Kali an der Haarspitze zuweilen etwas fand, was ihm als ausgetretener Inhalt erschien. Erstens konnte diese fragliche Masse sehr leicht ein zufällig hängen gebliebenes Teilchen sein, wie sie in Kalipräparaten nie fehlen. Diese Teilchen können hineingefallene Verunreinigungen sein, oder losgelöste Teilchen des Präparates selbst. Die sorgfältigste Reinigung kann solche Partikelchen nicht entfernen. Zweitens aber hätte, wenn diese Masse an der Haarspitze ausgetretenen plasmatischen Inhalt darstellen sollte, dieselbe doch wohl vom Kali aufgelöst werden müssen, warum geschah das nicht? Drittens, selbst zugegeben, dass jenes Klümpchen organischer Natur und ausgetretener Haarinhalt war, ist damit noch lange nicht erwiesen, dass das Haar vor dem Kochen schon eine Öffnung hatte. Dieselbe konnte auch durch das Kochen erst entstanden sein, indem der innere Überdruck die Membran sprengte, oder die Lauge sie auflöste. Es hat ja niemand bewiesen, dass alle Formen des Chitins widerstandsfähig gegen Kali sind; sicher sind nicht alle Chitinteile im gleichen Masse dagegen resistent, ebenso wie gegen Salpetersäure. Und viertens muss ich hier auf das zurückkommen, was ich schon oben bemerkt habe: es ist unrichtig, die Chitindecke der Insekten wie ein Futteral zu betrachten, in dem das Tier drin steckt, und welches stellenweise Löcher offen lässt; vielmehr ist sie die äusserste Schicht des Tierkörpers und gehört mit zum lebendigen Verbande desselben; das Chitin ist demnach auch nicht vom Zellkörper zu trennen, ohne dass einer von beiden Teilen Reste am anderen Teile hängen lässt. Wenn man sich dies gegenwärtig hält, wird man nicht versucht sein, das zarte Chitinhäutchen auf Kegeln und Porenplatten als eine impermeable Wand zu betrachten. Es giebt übrigens eine Menge von Beispielen, welche beweisen, dass so dünne Membranen, auch wenn sie völlig homogen erscheinen, doch permeabel für allerlei chemische Austauschungsprozesse sind. Als das schlagendste Beispiel lassen sich die roten Blutkörperchen der Wirbeltiere anführen, welche eine deutlich nachweisbare Membran besitzen, die natürlich auch nur die äusserste Schicht des Zellleibes darstellt; trotzdem vollzieht sich der Prozess des Sauerstoff- und Kohlensäureaustausches in der äusserst kurzen Zeit, während welcher die Blutkörperchen in den Lungenkapillaren verweilen. Auch die Pflanzenzellen, besonders der Algen, die Glomeruli der Niere und viele andere Beispiele lassen sich hier ins Feld führen.[1]) Ruland behauptet nun allerdings nicht, dass das Riechen durch eine Membran nicht möglich sein könne, sondern er ist zu seinem Resultate, dass Riechorgane freiliegen müssen, *a posteriori* gekommen, indem er sie wirklich in vielen Fällen durchbohrt gefunden zu haben glaubt. „Nachdem ich mich aber überzeugt, dass Durchbohrungen sich selbst bei den zartesten Härchen, bei denen ich es kaum für möglich gehalten, nachweisen lassen (*Melolontha* etc.), halte ich mich zu dem Schlusse berechtigt, dass nur solche Haargebilde wirklich als chemisch percipierende Organe aufgefasst werden können, die an der Spitze durchbohrt sind. Dass dies jedoch nur eine theoretische Entscheidung, die praktisch mancherlei Schwierigkeiten bietet, wurde bereits oben hervorgehoben.“ (l. c. pg. 606.)

Kräpelin (161) hält einen Teil der Haargebilde (z. B. bei Krebsen, Kegel von Vespa, Formica etc.) ebenfalls für durchbohrt, und auch vom Rath (255) schliesst sich ihm an, hält aber auch die Riechfunktion nicht durchbohrter Platten, wie der Porenplatten der Hymenopteren für mög-

[1]) Geht doch auch die Wachsabscheidung bei Insekten durch die Chitinwand der sog. Wachshaare hindurch von statten. Vergleiche P. Mayer, Zur Kenntnis von Coccus cacti. Mitteil. der Zool. Stat. Neapel. Bd. 10.

lich. Noch früher hatten Leydig (185) und Hauser (132) für die Geruchsorgane, Will (330) für die Geschmacksorgane durchbohrte Chitindecke gefordert und angenommen.

Forel (106) ist der erste, der die Überlegungen, welche jene Autoren zu ihren Behauptungen geführt hatten, mit Bestimmtheit als irrtümlich zurückwies. Ich selbst habe, wie ich schon früher (216 pg. 24) ausgeführt habe, weder die aprioristischen Beweisgründe jener Autoren anerkennen können, noch jemals einen Anhaltspunkt für die thatsächliche Existenz von Löchern in der Chitindecke finden können, wohl aber manches, was dagegen spricht. Und in zahlreichen Fällen habe ich unter dem Mikroskop mit Bestimmtheit die verschliessende Membran sehen können.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zurück zu den Fühlern des Maikäfers. Als 4.) habe ich eine Form von Sinnesorganen zu erwähnen, die mir auf zahlreichen Schnitten nur ganz vereinzelt begegnet ist, und eben durch diese Seltenheit ein gewisses Interesse beansprucht. Es ist ein typischer Grubenkegel, welcher sich von den gekrümmten Grubenhaaren merklich unterscheidet. Er erhebt sich nicht auf einer flachen Kuppel wie diese, sondern der Boden der Grube geht allmählich in den Kegel über (Fig. 106 d). Das Chitin ist am Grubenboden ziemlich dick, am Kegel selbst dünn. An der Übergangszelle zwischen beiden zeigt sich eine ringförmige Zone durch das Hämatoxylin intensiv gefärbt, wie dies bei manchen anderen Kegeln der Fall ist, vergl. z. B. Sirex Fig. 109, Cryptus Fig. 114, 115, Vespa Fig. 110, Polistes Fig. 111. Die Bedeutung eines solchen stark färbbaren Ringes ist noch ganz dunkel, ebenso warum er bei einzelnen Geruchskegeln vorkommt, bei anderen (z. B. bei einzelnen Schmetterlingen) fehlt.

Diese Organform scheint bei *Melolontha* bis jetzt nicht beobachtet gewesen zu sein; Ruland spricht allerdings von geraden und gekrümmten Kegeln, scheint aber diese Form nicht gesehen zu haben, da er sich sonst nicht mit den krummen Grubenhaaren zusammengeworfen hätte.

Was die Deutung aller dieser Organe beim Maikäfer angeht, so kann man wegen der erheblichen Verschiedenheiten bezweifeln, ob sie alle derselben Funktion dienen. Die Kuppeln (a) und die seltenen Grubenkegel (d) entsprechen den Bedingungen, welche man an ein Riechorgan der Insekten zu stellen sich gewöhnt hat, völlig. Bei den Schüsseln und Grubenhaaren kann man eher im Zweifel sein, namentlich, da es nicht feststeht, dass die Haare hohl sind. Gehörsfunktion glaube ich bei allen Formen ausschliessen zu können. Die Schüsseln dürften wohl in der Funktion sich nicht weit von den Kuppeln entfernen, da sich morphologisch Übergänge zwischen ihnen finden. Die Kuppeln erinnern stark an die „Porenplatten“ (oder „Spalten“) mancher Hymenopteren, bes. der Schlupf- und Gallwespen. Sie jedoch mit diesen funktionell zu identifizieren, macht Schwierigkeiten, da es nicht abzusehen ist, wie der Maikäfer, der durchaus kein Zeichen von feinem Riechvermögen giebt, zu so zahlreichen Riechorganen kommen sollte [1]). Hauser schätzt sie beim ♂ auf 39 000, beim ♀ auf 35 000 an jedem Fühler. Den Verwandten des Maikäfers, *Necrophorus*, *Geotrupes*, *Cetonia*, welche offenbar ein entwickelteres Riechvermögen haben, fehlen die Kuppeln gänzlich, dafür besitzen diese zahlreiche Haare und Kegel. Ich würde nun durchaus keine Schwierigkeit darin sehen, wenn sich Gründe ergeben sollten, beim Maikäfer die Kuppeln, bei andern Lamellicorniern Kegel, bei dritten Haare als Riechwerkzeuge zu bezeichnen. Selbst die Annahme scheint mir nicht gezwungen, dass bei einem und demselben Tiere, dem Maikäfer, so verschiedene Organe, wie die Kuppeln, Schüsseln, Haare und Kegel, dem gleichen Sinne, dem Geruche, zugeteilt würden. Man könnte, wie dies auch vom Rath

[1]) Dem Ausspruche von H. J. Kolb (Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin 1893, pg. 177) möchte ich mich nicht anschliessen, welcher lautet: „Vielleicht liegt aber gerade den Maikäfern daran, die Reinheit und Milde der Luft zu erforschen, wenn es ihnen beliebt, bei Sonnenuntergang die Kronen der Bäume zu umschwärmen.“

(255) betont, denken, die verschiedenen Organformen teilten sich, infolge spezifischer Anpassung, in die Perception der verschiedenen Geruchsarten. Aber dies ist wohl nicht unbedingt nötig; wenn man die Antennalorgane, überhaupt die Hautsinnesorgane einer grösseren Reihe von Insekten durchgemustert hat, ist man überrascht von der Fülle der Formen, unter welchen sich diese Sinnesorgane, alle zurückführbar auf einen Grundtypus, uns darstellen. Die Natur hat hier eine so mannigfaltige und formenreiche Gestaltungskraft enfaltet, wie wir sie bei den entsprechenden Organen anderer Tierreihen nicht finden. Wie monoton erscheinen die Sinnesepithelien in der Haut der Würmer, Mollusken und Echinodermen, allenfalls, wenn sie hoch entwickelt sind, zu Knospen zusammengeordnet, gegen die zierlichen, jeder Art eigentümlichen chitinisierten Nervenendorgane der Insekten. Man kann entfernt nicht daran denken, die Verschiedenheiten in der Formgebung, welche sich hier zwischen den Sinnesorganen der einzelnen Arten und Familien bekunden, auf Anpassung und Zweckmässigkeit für die Lebensweise der einzelnen Art zurückzuführen. Noch vielfach im Laufe dieser Schilderung werden wir Sinnesapparaten begegnen, die eine geradezu architektonische Ausgestaltung darbieten, ohne dass man einen Modus ausfindig machen könnte, diese Gestaltung mechanistisch oder nach dem Zweckmässigkeitsprinzip zu erklären. Schon unter dem bisher Beschriebenen giebt es vielfach Beispiele für dies Spielen der Natur mit der Form der Sinneswerkzeuge in der Klasse der Insekten. Wer wird z. B. daran denken, die zierlich modellierten Becherhaare der Dytiscus-Larve (s. o. pg. 85) könnten diesem Tiere ein Übergewicht über andere im Kampfe ums Dasein geben, weil jene schlichte, glatte Haare ohne solche Verzierungen besitzen. An geschlechtliche Auswahl ist hier bei der Larve auch nicht zu denken. Ähnliche Fälle werden im folgenden noch mehrfach sich bemerklich machen.

Gerade auch die unter Nro. 4) aufgeführten, so ganz spärlichen Grubenkegel des Maikäfers dürften hieher gehören. Ich glaube nicht, dass man in diesen so vereinzelten Exemplaren jener Form die Vermittler einer eigenartigen Sinnesempfindung sehen darf, dass also eine spezifische Verschiedenheit zwischen den Grubenkegeln einerseits und den Grubenhaaren und Kuppeln andererseits besteht. Eher möchte ich darin eine Abirrung in der Entwicklung jener Organe, vielleicht ein atavistisches Zurück- oder Hinüberschlagen auf die Organe anderer Insekten sehen, welche mit dem Maikäfer phylogenetisch zusammenhängen. Das Beispiel steht nicht vereinzelt. In Fig. 10 meiner Arbeit über „die niederen Sinne der Insekten“ habe ich neben die gewöhnliche Form der Sinneskegel von *Polistes* eine andere gestellt, welche ich bei diesem Tiere, auf vielen Schnitten durch die Fühler, nur ein einzigesmal gesehen habe. Bei den Tastzäpfchen am Ende der Dytiscus-Taster wies ich schon darauf hin, dass zuweilen einzelne derselben zu viel grösseren, derberen Kegeln auswachsen können, welche die Funktion der übrigen eher stören als befördern. In Fig. 10 und 11 habe ich zwei Sinnesorgane neben einander gestellt, welche bei einem Exemplare von *Dytiscus* als entsprechende Gebilde auf den beiden Tastern standen und morphologisch durchaus verschieden sind. Fig. 11 ist jedenfalls eine Abirrungsbildung.

Eine solche Abirrung in der Organbildung wird um so leichter in einer Tierreihe vorkommen können, je grösser der Formenreichtum ist, welchen diese Reihe in der Gestaltung eines bestimmten Organsystems aufweist.

Über die übrigen Käferfamilien will ich kurz hinweggehen, da sie nichts neues für unsere Frage bieten. Ihre Sinnesorgane an den Fühlern bestehen sehr häufig in zahlreichen Haaren, daneben blasse Kegel, in Gruben oder auf der Fläche stehend, oft auf blassen Kuppeln postiert (Fig. 107), zuweilen eher als Haare, denn als Kegel zu bezeichnen. Der Hauptunterschied zwischen gewöhnlichen Fühlhaaren und den Riechhaaren und Kegeln ist immer das gelbbraune Chitin der ersteren, gegenüber dem blassen, fast glashellen der letzteren.

Experimente geben bei Käfern sehr wechselnde Resultate in den einzelnen Familien, wie denn auch die Ausbildung der Riechorgane eine sehr ungleiche ist, und die einzelnen Arten sich je nach ihrer Lebensweise ungleich viel vom Geruchssinne leiten lassen. Carabiden gaben mir, wie den früheren Untersuchern, widersprechende Resultate; sie lassen sich, wie alle echten Raubinsekten, wenig vom Geruchssinne leiten. Die chemische Reizbarkeit ist auf Fühler und Taster fast gleich verteilt. Staphyliniden haben feines Riechvermögen, ich fand es, wie Hauser, auf den Fühler lokalisiert. Curculioniden sind sehr empfindlich gegen Gerüche, Fühler und Taster scheinen sich in die Funktion zu teilen. Von den Longicorniern haben die auf Blumen häufig gefundenen Arten, wie *Strangalia, Toxotus* einen gut entwickelten Geruchssinn, der in Fühlern und Tastern sitzt. Andere wie *Astynomus aedilis* und *Lamia textor* scheinen ganz vorzugsweise mit den Tastern zu riechen. Auffallend waren mir meine Ergebnisse an *Astynomus*, nachdem Perris (233) gerade von diesem Käfer berichtet hatte, dass seine ausserordentlich langen Fühler sehr empfindlich gegen Gerüche seien. Perris giebt an, dass der Käfer auf Annäherung der Reizstoffe an den Kopf nicht reagierte, während man der Fühlerspitze nur auf 1 cm nahe zu kommen brauchte, um Bewegungen hervorzurufen. Ich fand direkt das Gegenteil, obgleich ich meine Versuche ganz in der von Perris beschriebenen Weise einrichtete und auch mannigfach abänderte. Es gelang oft, ein weites Reagensglas, dessen Boden mit Äther, Nelkenöl oder Terpentinöl bedeckt war, so über einen Fühler zu schieben, dass dieser, ohne berührt zu werden, zu ²/₃ in der riechstoffgeschwängerten Luft sich befand; trotzdem keine Spur von Reaktion! Näherte man aber die Mündung des Gläschens von unten her dem Kopfe des Bockkäfers, so trat sofort Unruhe ein, welche sich allerdings immer zuerst in Bewegung der Fühler äusserte.

Ich überzog einem *Astynomus* Kopf und Mundteile mit Paraffin, und versuchte ihn nun am anderen Tage zu reizen. Obgleich für mechanische Reize beinahe normale Empfindlichkeit bestand, blieben alle chemischen Reize wirkungslos! Man konnte denken, durch die Verhüllung des Kopfes wäre das Tier so schwer geschädigt, dass sein Zustand als krankhaft zu bezeichnen wäre, wobei man sich über das Ausbleiben der Reaktion nicht wundern dürfte. Allein sobald durch Ablösen des Paraffins Taster und Mundteile wieder frei waren, reagierte der Käfer auf Gerüche wieder höchst lebhaft. Also sass der Geruch sicherlich nicht in den Fühlern, sondern am Munde, wahrscheinlich in den Tastern.

Von einigem Interesse sind die Befunde bei *Lampyris splendidula*. Bei dem Weibchen, welches ich experimentell allein untersucht habe, hebt Entfernung der Fühler das Geruchsvermögen fast völlig auf. Betrachtet man nun die Fühler unter dem Mikroskop, so ergiebt sich, dass die Sinnesorgane an demselben viel mehr an eine Käferlarve als einen Käfer erinnern. Dies betrifft aber nicht allein das auch im übrigen Baue larvenähnliche Weibchen, sondern auch das geflügelte Männchen. Zunächst sind, was bei Käfern sonst nicht vorkommt, die spezifischen Endorgane (nicht aber die Fühlhaare) auf die Fühlerspitze beschränkt; sie sind ferner, ganz wie bei Schmetterlingsraupen, von langen starren Schutzhaaren überragt und durch dieselben gegen jede mechanische Schädigung geschützt. Ferner erinnert die Form der einzelnen Organe, welche sich besser abbilden als beschreiben lässt, durchaus an die

Sinnesorgane der Larven. Man vergleiche die Fühlerspitze von *Lampyris* in Fig. 33 mit derjenigen der Larve von *Silpha* (Fig. 31). Die Sinnesorgane sind in beiden Fällen glashell, und sehen äusserst zart aus; sie haben zum Teil konische Form, zum Teil die einer Kuppel mit aufsitzendem Zapfen.

Die Taster der Käfer bedürfen einer kurzen gesonderten Besprechung. Sie lehnen sich an die oben beschriebenen Taster von *Dytiscus* in mehrfacher Beziehung an. Nie fehlt auf dem Endgliede eine Gruppe von Kegeln oder Zapfen. Die Endfläche, auf welcher sie stehen, ist meist von weicher Beschaffenheit, dabei durchsichtig und blass, oft ganz farblos und glashell. Die Kegel, welche von einem halben Dutzend bis zu mehreren Hunderten an Zahl (*Carabus)* betragen können, sind entweder auch farblos, oder häufiger gelblich gefärbt, meist mit einer überall gleichmässigen, ziemlich dünnen, aber doch deutlich sichtbaren Membran überzogen. Die Weichheit der Endfläche, welche die Kegel trägt, bedingt es, dass man bei nicht ganz schonend behandelten Präparaten sie statt convex concav, muldenartig eingesunken findet (bei *Carabus*, *Staphylinus*, *Strangalia*.) Diese Weichheit der Endfläche ist gewiss nicht ohne Bedeutung; wahrscheinlich passt die z. B. bei *Carabus* verhältnismässig grosse Endfläche sich den Unebenheiten des Objektes, welches betastet wird, so leichter an, und die Kegelchen berühren dasselbe ausgiebiger. Nicht unmöglich ist auch, dass die Endfläche aktiv, durch Muskelzug, concav gemacht werden kann. Die Tasterspitzen sind der hauptsächlichste Tastapparat des Tieres und werden von diesem in ausgiebigster Weise benützt, wie ich schon oben gegen Plateau hervorhob. Die Zahl der Nervenendorgane der Tasterspitze ist oft erstaunlich gross, und der in den Taster tretende Nerv entsprechend dick. Die Sinnesorgane oberhalb des Endgliedes erhalten nur kleine unbedeutende Ästchen, weitaus die Hauptmasse des Nerven geht zur Tasterendfläche. Ich halte diese Endfläche auch für den Sitz des Geruches, wo ein solcher in den Tastern nachweisbar ist. Vollständig wird das Riechvermögen der Taster wohl keinem Käfer fehlen, ist aber, wie mir scheint, immer nur nach der Seite des „Riechtastens" (vergl. 216 pg. 26) oder des „odorat au contact" (Forel) entwickelt, d. h. es werden nur aus allernächster Nähe Gegenstände berochen, und deren Düfte können dann relativ geringe Intensität haben, da sie auf so sehr kleine Entfernungen (oft Bruchteile eines Millimeters) zu wirken haben. Gerade weil die Gerüche so schwach sein dürfen, ohne doch für das Tier unwirksam zu sein, können sie sich unserem menschlichen Geruchssinne leicht entziehen, und wir beziehen die betreffenden Wahrnehmungen, welche das Tier macht, gern auf andere Sinne als auf den Geruch. Um auf Entfernung selbst von nur 1 cm die Riechorgane der Taster zu erregen, müssen die Gerüche schon recht intensiv sein, so etwa, wie sie ein Tröpfchen ätherischen Öles erzeugt.

Versuche dieser Art sind natürlich, wenn kritiklos ausgeführt, wertlos für Lokalisation des Riechvermögens; mit welcher Vorsicht man die Resultate zu beurteilen hat, habe ich oben im allgemeinen Teile auseinander gesetzt.

Vielleicht dienen in nicht seltenen Fällen die Taster dem Geschmackssinne ebenfalls, doch ist dies nicht erwiesen. Dass Essigsäure etc. die Tasterspitzen reize, zähle ich nicht hieher, da einmalige Berührung mit diesem und ähnlichen Stoffen schon die Sinnesorgane schädigen kann. Ich habe aber regelmässig bemerkt, dass *Cetonia aurata* beim Honiglecken andauernd das eine Tasterpaar in den Honigtropfen eintaucht, vielleicht weil damit sich eine Geschmacksempfindung verbindet. Ebenso macht es u. a. *Staphylinus caesareus*, welcher mit den Tastern im Blute seiner Beute wühlt. Sicherheit in dieser Frage dürfte schwer zu gewinnen sein.

Ausser an den Tasterendflächen finden sich noch Sinnesorgane auf allen Tastergliedern, und zwar entweder Haare oder massive Grubenkegel, letztere z. B. bei *Necrophorus vespillo* in typischer Ausbildung und grosser Zahl.

Sodann sind, wie ich oben bei der Dytiscuslarve (pg. 85) erwähnte, die Käfertaster ein Fundort für jene rätselhaften „Gruben ohne Kegel", welche bei Wasser- und Landinsekten in gleicher Weise vorkommen. Sie stehen hier, besonders am ersten Tastergliede, oft zu 8—10 zusammen. Fig. 9 giebt eine Vorstellung von dem Aussehen einer solchen Organgruppe, während die Einzelheiten bei der Dytiscuslarve zu finden sind.

Hymenoptera.

Von dieser Ordnung der Insekten sind wir in der glücklichen Lage, mit Bestimmtheit sagen zu können: es ist zweifellos, dass die Fühler der alleinige Sitz des feinentwickelten Geruchssinnes sind. Ich glaube, auch über die Schmeckwerkzeuge, welche an mehreren Stellen zerstreut sind, kann ein Zweifel nicht mehr bestehen. Eine grosse Streitfrage knüpft sich jedoch auch an die Hymenopterenriechorgane; wir wissen zwar, dass diese durch die Fühler repräsentiert werden, aber auf den Fühlern finden wir so verschiedenerlei Hautsinnesorgane, dass es grosse Schwierigkeit macht, in befriedigender Weise die Frage zu entscheiden, welche von diesen dem Geruchssinne zuzuteilen sind, und welche nicht.

Ich bespreche zunächst nur die Riechorgane, später die Schmeckorgane im Zusammenhange.

Die Blattwespen.

Von diesen untersuchte ich *Tenthredo atra*, *T. (Perineura) scalaris*, *Allantus notus*, und *Cimbex (Abia) sericea*.

Die Angaben in der Litteratur sind spärlich. Hauser l. c. pg. 394 schreibt: „Ausschliesslich Kegel und niemals Geruchsgruben begegnete ich bei den *Tenthredinidae*." — — „*Lyda* trägt auf den letzten Gliedern je etwa 100 Kegel". „Stellt man bei der Untersuchung das Mikroskop nicht auf verschiedene Ebenen ein, so kann man leicht in den Irrtum verfallen, die Gelenkgruben der bei den Blattwespen so zahlreich vorhandenen Tastborsten für Grubenöffnungen zu halten. Lespès und Erichson behaupten zwar auch von den *Tenthredinidae*, dass sie Geruchsgruben besitzen, allein ich konnte mich durch meine Untersuchungen nicht davon überzeugen." Bei einer *Tenthredo* fand Hauser 1 200 Kegel, bei *Lyda* 600. Hauser meint, die Pflanzenfresser unter den Wespen, also die Blattwespen und Holzwespen, bedürften nicht eines besonders feinen Geruches, und findet auch ihr Geruchsorgan relativ schwach entwickelt, was sich im Fehlen aller Gruben äussere. Jourdan (153a) sagt pg. 190: „Die pflanzenfressenden Hymenopteren wie die Blattwespen besitzen weder Riechgruben noch Riechkegel."

Von den hier genannten Angaben der 4 Forscher Hauser, Lespès, Erichson, Jourdan sind nach meinen Untersuchungen an obigen Arten nur die von Hauser richtig. Wie Jourdan zu seiner Behauptung kommt, weiss ich nicht, jedenfalls ist sie in ihrer Allgemeinheit nicht richtig, und offenbar nicht auf eigene Untersuchungen, sondern, wie es scheint, auf Missverstehen der Hauser'schen Arbeit begründet.

Die Fühler von *Cimbex sericea* ♂ tragen auf dünnem Stiele eine aus den 3 Endgliedern gebildete Keule. Stiel wie Keule tragen zahlreiche gewöhnliche Fühlhaare. Schon auf dem drittletzten Gliede finden sich einige Kegel, und auf den zwei letzten Gliedern sitzen solche in Menge. Sie sind klein und spitzig, mässig dünnwandig, und sitzen einer kugelförmigen Erweiterung des Porenkanales

auf, welche das Chitin ein wenig kuppelförmig über die Fühlerfläche vorwölbt. Fig. 25 zeigt einen solchen Kegel von einem Fühlerlängsschnitt. Ganz ähnliche Kegel in noch viel grösserer Zahl fand ich bei *Allantus notus*, weit spärlicher bei *Tenthredo atra*, wo sie stets nur die eine Seite des Fühlers einnehmen und wie bei *Cimbex* und der Holzwespe *Sirex* stark gegen die Fühlerspitze geneigt stehen. Bei *Perineura (Tenthredo) scalaris* ♀ gelang es mir nicht, die übrigens wohl auch hier nicht ganz fehlenden Kegel am unzerschnittenen Fühler zu sehen, Schnitte habe ich nicht angefertigt.

Die Holzwespen.

Von diesen ist *Sirex gigas* von Hauser und Kräpelin untersucht worden, und auch ich hielt mich an dieses Tier, das ein wahres Musterobjekt für Untersuchung der Fühler darstellt.

Sirex besitzt, wie ich, mit Hauser und Kräpelin in Übereinstimmung, fand, zahlreiche Kegel, über welche ich einiges Nähere angeben kann, und welche ich in den Fig. 26 und 109 abbilde.

Hauser schreibt (pg. 394): „*Sirex* hat auf der Unterseite der neun letzten Glieder eines jeden Fühlers eine Gruppe von 200—300 kleinen Kegeln, welche genau denen der *Vespa crabro L.* gleichen.“

Kräpelin bildet einen Grubenkegel von *Sirex gigas* ab, aber so, dass ich ihn darin nicht recht wiederzuerkennen vermöchte. Er schreibt (pg. 43): „Von anderen Hymenopterengruppen zeigen die Kegel von *Sirex* (Fig. 28) in ihrem Bau auffallende Ähnlichkeit mit denen mancher Käfer.“

Die Kegel von *Sirex* bilden eine Zwischenstufe zwischen flächenständigen und Gruben-Kegeln, indem sie in flachen Gruben stehen, aus welchen sie ein wenig herausragen. Fig. 102 zeigt, wie sich die Kegel auf dem Fühlerquerschnitt verteilen. Die zahlreichen Kegel zu beiden Seiten des Querschnittes sind stumpfe, von der Form der Fig. 109 a, die nach oben gelegene spitzige (Fig. 109 b). Letztere stehen in viel flacheren Gruben als erstere, und sind, wohl im Zusammenhange damit, derber gebaut. Beide Kegelformen sind, wie ein Längsschnitt (Fig. 26) zeigt, gegen die Fühlerspitze geneigt. Auffallend ist bei diesen Kegeln, wie bei denen mancher anderer Hymenopteren, die starke Färbbarkeit einzelner Chitinteile, wie solche am besten durch die Zeichnungen illustriert wird.

Bei den spitzigen Kegeln ist so deutlich, wie ich es bei keinem anderen Objekte wiedergefunden habe, der scharf kontourierte, durch Hämatoxylinfärbung besonders hervortretende, Zentralstrang im Porenkanal und bis in den Kegel hinein sichtbar (Fig. 109). Von Interesse ist in dieser Hinsicht eine Angabe von Kräpelin pg. 43: „Ein Porenkanal wurde durch den Schnitt so glücklich getroffen, dass die Epithelzellen herausgefallen sind und nur der glashelle (also ungefärbte), starre und anscheinend brüchige Achsencylinder in seiner Mitte übrig geblieben ist, ein Befund, der meine schon vorher gewonnene Ansicht über die Zusammensetzung des Kanalinhaltes auf das unzweideutigste bestätigte.“

Bei den stumpfen Kegeln sah ich den Centralstrang nie so deutlich wie bei den spitzigen.

Die Gallwespen.

Von diesen habe ich eine der grösssten Arten, *Ibalia cultellator* ♀, sowie einige kleine Cynipiden, die ich mir aus Eichengallen zog, untersucht.

Nur bei Ruland finde ich eine Angabe über die Sinnesorgane der Gallwespenfühler. Er fand bei *Cynips gallae tinctoriae* Porenplatten, welche von der Fläche gesehen denjenigen von *Ophion* ähnlich waren, auf dem Querschnitte aber andere Bilder gaben. „Statt einer elastisch befestigten (Apiden, Vespiden etc.) oder doch vermöge ihrer Zartheit in ihrer Gesamtheit elastischen (Ichneumoniden), den erweiterten Porenkanal verschliessenden Porenplatte, haben wir hier eine teilweise über

die Oberfläche erhobene, ringsum geschlossene Chitinröhre, die der Fühleroberfläche der Länge nach fest aufliegt, und nur durch einen runden Porenkanal (p.) in der Mitte des Gebildes mit dem Fühlerinneren kommuniziert. Die Röhrenwandung erscheint durchaus starr . . . . ." Ruland vermag daher nicht einzusehen, „wie das ganze, augenscheinlich starre Gebilde als Schall percipierender Apparat funktionieren könne." Er hält nämlich sonst die Porenplatten für Hörorgane. *Ibalia cultellator* würde sich Ruland's Anschauungen günstiger erwiesen haben, denn bei dieser Gallwespe sind die Porenplatten ganz so gebaut, wie sie Ruland von *Ophion* abbildet. Sehr zahlreiche Porenplatten sind neben gewöhnlichen Fühlhaaren die einzigen Sinnesorgane der Fühler an *Ibalia*, und es steht somit in Beziehung auf diese Organe *Ibalia* den Schlupfwespen, Braconiden und Evaneiden nahe. Den eigentümlichen Anblick, den das Fühlerendglied von *Ibalia* gewährt, suche ich in Fig. 28 wiederzugeben.

Die zahlreichen Porenplatten stehen dicht gedrängt beisammen, Kegel fehlen gänzlich. Auch bei den *Cynipiden* fand ich nur Porenplatten.

Die Braconiden.

Von diesen untersuchte ich die Fühler zahleicher kleiner Arten, welche ich nicht bestimmt habe. Ich fand nur Porenplatten. Die durchsichtigen und dünnen Antennen lassen sich, in Balsam eingelegt, so gut untersuchen, dass man etwa vorhandene Kegel sicher sehen müsste. Ich fand jedoch keinen.

Recht charakteristisch ist es, dass bei diesen kleinen, ungefähr 3 mm langen Tieren die Porenplatten dieselbe Länge haben, wie bei dem fast 10 mal grösseren *Ophion luteus*. Man findet bei den Hautsinnesorganen der Insekten häufig, dass dieselben nicht im gleichen Verhältnis wie die Gesamtgrösse des Tieres wachsen und abnehmen, sondern annähernd konstant bleiben. Grossem Wechsel unterliegt dagegen die Zahl der einzelnen Organe. So finden wir auch bei den Braconiden von ihren grossen Porenplatten auf einem Fühlergliede oft nur 3—5 Stück vor. Dadurch erhalten die Fühler dieser Tiere ein von denjenigen der grösseren Ichneumoniden durchaus verschiedenes Ansehen (Fig. 29 und 30).

Die Evaneiden.

Diese wie die vorige Familie ist von den bisherigen Untersuchern nicht berücksichtigt. Ich fand bei *Foenus affectator* ♂ zahlreiche Porenplatten, auffallend dicke Haare, keine Kegel.

Die Schlupfwespen.

Die Schlupfwespen bieten in unserer Frage ein ganz besonderes Interesse. Ihre Fähigkeit, die in der Tiefe versteckten Opfer, in welche sie ihre Eier legen, zu entdecken und zu erkennen, ob schon eine andere Schlupfwespe ein Ei in dieselben gelegt hat, wird jetzt wohl allgemein dem Geruchssinne zugeschrieben, nicht mehr wie früher dem Gehör. Allbekannt sind die „spürenden", vibrierenden Bewegungen der Fühler dieser Wespen. Ein Zweifel darüber, dass ihre Fühler Sitz eines feinen Riechvermögens sind, kann nicht mehr bestehen.

Ich habe anatomisch eine grosse Zahl von Ichneumoniden untersucht, und zwar folgende Arten: *Ichneumon culpator*, *I. fusorius*, *I. luctatorius*, *I. albipictus*, *Amblyteles infractorius*, *Ophion luteus*, *Tryphon elongator*, *Tr. (sp. ?)*, *Trogus exaltatorius*, *Mesoleptus (sp. ?)*, *Cryptus tarsoleucus*, *Cr. perspicillator*, *Cr. sponsor*, *Cr. (sp. ?)*, *Rhyssa persuasoria*.

Die Fig. 104 stellt einen Übersichtsquerschnitt durch einen Fühler von *Cryptus* dar, woraus die Verteilung von Porenplatten (e) und Kegeln (f) gut zu ersehen ist. Ein Drittel der Peripherie entbehrt aller Sinnesorgane mit Ausnahme einiger Fühlhaare. Die Porenplatten sind in der Längsrichtung des Fühlers langgestreckt, sind aber nicht, wie Hauser meinte, offene Spalten, sondern bestehen bei *Cryptus* aus einer länglichen, dem Fühler aufliegenden Hohlrinne mit dicken Seitenwänden und einem ganz dünnen (nach aussen gekehrten) Boden. Diese Verhältnisse erkennt man am besten an Fühlerquerschnitten; Fig. 116 a giebt das Bild einer Porenplatte auf einem solchen, in starker Vergrösserung. Die wulstförmig verdickten Wände der Rinne, welch letztere sich nach dem Fühlerinneren öffnet, lassen zwischen sich nur einen engen Spalt, der sich dann nach aussen wieder erweitert, um schliesslich von einer äusserst zarten Membran abgeschlossen zu werden. Dies ist das Bild bei mittlerer Einstellung des Mikroskopes; senkt oder hebt man aber den Tubus desselben so weit, bis eines der Enden der Porenplatten in die von der Immersionslinse beherrschte Ebene fällt, so erhält man ein Bild wie Fig. 116 b. Die Wülste auf beiden Seitenwänden der Rinne hören also offenbar gegen die beiden Enden derselben auf, und die Wand wird hier von einer nur mässig dünnen Membran gebildet.

Im Gegensatze zu *Polistes* und *Vespa* erhebt sich die Rinne direkt von der Fühleroberfläche, ist also nicht wie dort in eine Einsenkung des Fühlers eingebettet. Stets ist sie dagegen von Schutzborsten überragt, welche sie an Höhe um das Doppelte übertreffen (Fig. 116 c).

Die Kegel von *Cryptus* sind wie die vieler anderer Ichneumoniden hakenförmig gestaltet (Fig. 115). Die Spitze ist der Fühlerspitze zugewendet. Das Chitin ist gelb und ziemlich dick, nur die nach aussen gekehrte Fläche ist ganz dünn, wie sowohl Längs- als Querschnitt zeigen. Der Porenkanal ist nicht zylindrisch, sondern hat elliptischen Querschnitt, erscheint daher in Fig. 115 weiter als in Fig. 114. Der Kegel sitzt ihm nicht genau zentral auf, sondern sitzt proximal-exzentrisch (Fig. 115). Der übrige Teil des Porenkanals muss somit von dem Basalteile des Kegels abgeschlossen werden, welcher auch hier sich intensiv mit Hämatoxylin färbt.

Ähnliche Porenplatten wie die oben beschriebenen schildert Leydig von *Ichneumon, Ephialtes, Ophion* nach Flächenbildern, Ruland von *Ophion.*

Bei *Ichneumon* fand ich die Kegel kurz und gedrungen, ebenfalls ein wenig der Fühlerspitze zugebogen, an der stumpfen Endigung ganz zartwandig. Sie sind in grosser Zahl vorhanden. Form und Anordnung der Kegel und Porenplatten ist fast für jede einzelne Art eigentümlich. Auch zwischen Männchen und Weibchen der gleichen Art finden sich oft beträchtliche Unterschiede namentlich in der Zahl der Kegel.

Die Frage, welche der Antennalsinnesorgane der Schlupfwespen dem Geruchssinne als Organe dienen, darf, wie ich glaube, jetzt mit Bestimmtheit dahin beantwortet werden, dass sich Kegel und Porenplatten in diese Funktion teilen. Die Braconiden, ohnehin nur durch unwesentliche Merkmale von den Ichneumoniden abgetrennt, besitzen, soweit ich sie untersucht habe, nur Porenplatten; ihre Lebensweise verlangt einen feinen Geruchssinn, und wir können daher keine andere Annahme machen, als dass die Porenplatten Riechwerkzeuge sind. Dasselbe trifft für die Gallwespen zu. Von den Ichneumoniden besitzen einige gar keine oder fast gar keine Kegel, so z. B. *Ophion luteus* an den langen Fühlern des Männchens. Bei diesem vermisste ich Kegel durchaus, ebenso bei *Rhyssa persuasoria.* Von der hochgradigen chemischen Reizbarkeit dieser Fühler habe ich mich überzeugt und trage daher kein Bedenken, sie Riechorgane zu nennen. Das Weibchen von *Ophion*

luteus besitzt auf den letzten Fühlergliedern einige wenige kleine Kegelchen. Dass diese allein das Geruchsorgan repräsentieren sollten, ist undenkbar. Deutlicher ausgesprochen ist der sexuelle Unterschied bei manchen Arten von *Ichneumon*, von welchen ich ♂ und ♀ untersuchte (z. B. *I. luctatorius*). Hier besitzt das ♀ zahlreiche, das ♂ viel weniger zahlreiche Kegel der oben beschriebenen Form. Die Porenplatten sind daneben immer noch in grosser Menge vorhanden. Die Zahl der Kegel wäre hier, wie bei *Amblyteles*, *Cryptus* u. a. gross genug, um sie als alleinige Riechorgane gelten lassen zu können. Dieser Annahme stehen aber die Arten entgegen, welche so spärliche oder gar keine Kegel besitzen (*Ophion*, *Rhyssa*, *Braconiden*) und doch fein riechen. Die Porenplatten als einzige Riechorgane zu betrachten und den Kegeln eine andere Funktion zuzuweisen, geht auch nicht wohl an. Zwar in den Familien der Ichneumoniden, Cynipiden, Braconiden und Evaneiden stände dieser Annahme nichts im Wege. Die Thatsache aber, dass die Blatt- und Holzwespen nur Kegel und keine Platten besitzen, lässt es höchst unwahrscheinlich erscheinen, dass die Organe, die hier entschieden dem Riechen dienen, dort, bei den Schlupfwespen, eine abweichende Funktion haben sollten. Die Variabilität der Insektensinnesorgane, welche ich schon wiederholt betonte, erklärte zwanglos das Vorkommen von zweierlei, nach verschiedenem Typus gebauten Riechorganen bei einem und demselben Tiere.

Die Ameisen.

Da über die Riechorgane dieser Hymenopterenfamilie schon von verschiedenen Seiten ausführlich gesprochen worden ist (Leydig, Forel, Kräpelin, Ruland) und ich selbst mich nur oberflächlich über dieselben unterrichtet habe, unterlasse ich es, auf sie hier einzugehen. Dass die Ameisenfühler feine Riechwerkzeuge sind, ist zweifellos, die Kegel und knieförmigen Borsten dürften die Riechorgane im engeren Sinne sein. Auf die flaschen- und champagnerpfropfenförmigen Organe komme ich unten noch zu reden. Die Goldwespen und Heterogynen habe ich nicht untersucht.

Die Vespiden.

Von den Vespiden untersuchte ich verschiedene einheimische und ausländische Arten, am ausführlichsten *Vespa vulgaris* und *Polistes gallica*. Besonders die letztere eignet sich vorzüglich zu diesen Untersuchungen, da ihre Fühler blassgelb und ganz durchsichtig sich auf den Schnitten präsentieren. Die Fig. 99 und 100 zeigen Übersichts-, Quer- und Längs-Schnitte von *Vespa*. Man sieht die blassen, grossen Kegel regellos über die Oberfläche verteilt. Schnitte durch die Endglieder des Fühlers treffen immer auf eine grössere Anzahl der Kegel. Zur Färbung verwendete ich mit bestem Erfolge Hämatoxylin, während Carmin, Nigrosin und Methylenblau weniger schöne Bilder gaben.

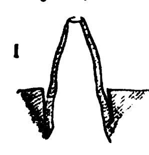




Fig. 110 zeigt die 3 Sinnesorganformen, welche ich neben zahlreichen kurzen starren Haaren bei *Vespa* fand: Kegel, Porenplatten und Grubenkegel. Die Kegel besitzen eine deutlich doppeltkontourierte Wand, welche an der stumpfen Spitze in eine blasse unmessbar dünne Membran übergeht; letztere ragt kuppelförmig etwas hervor. Bei schwächerer Vergrösserung sieht man Bilder, wie sie Kräpelin zeichnet, nämlich man erhält den Anschein eines weiten Loches am Kegelende. Starke Linsen zeigen indessen deutlich, dass der scheinbare Rand des Loches nichts anderes ist, als die Stelle, wo die Wand sich plötzlich verdünnt. Die nebenstehenden schematischen Skizzen verdeutlichen dies, indem I den Anblick des ganzen Kegels bei schwacher, II bei starker Vergrösserung das Ende eines Kegels zeigt.

Der Kegel steht nur scheinbar frei auf der Fläche, in Wahrheit ist sein unterster Teil in eine Grube versenkt, deren Wände sich indessen nahezu berühren. Das Schema I zeigt dies deutlicher als die nach dem Mikroskop gezeichneten Bilder. Der in die Grube versenkte Teil färbt sich, wie so häufig bei ähnlichen Sinnesorganen, mit Hämatoxylin intensiv blau. Die besondere Färbbarkeit erwähnt auch Ruland. Er, wie vom Rath, Kräpelin, Hauser und Sazepin halten die Kegel für an der Spitze offen, Forel für geschlossen.

Kräpelin weist darauf hin, dass 2 Schichten von Ganglien die Fühlerwand von innen bekleiden (in meinen Figuren 99 und 100 sind dieselben sichtbar), und giebt an, dass die Kegel in Verbindung mit der inneren Ganglienschicht stehen, das Verbindungstück zwischen Kegel und Ganglion also die äussere Ganglienschicht durchbricht. Dies konnte ich bestätigen, fand jedoch regelmässig mehr tiefe Ganglien als Kegel auf jedem Querschnitte des Fühlers. Die oberflächlichen Ganglien gehören zu den Porenplatten.

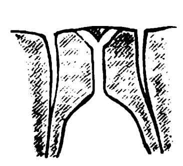
Treffende Bilder von dem nervösen Apparate, der zu diesen Kegeln gehört, giebt Kräpelin, während Ruland's und Hauser's Zeichnungen, wie ich schon früher erwähnte, auf Schrumpfung zu beruhen scheinen. Ich konnte ebensolche durch Erwärmung meiner Präparate erzeugen. An guten Präparaten ist der Inhalt des Kegels homogen, blassblau gefärbt, mit einem dunklen blauen Strang in der Mitte, welcher sich etwa auf der Hälfte der Länge des Kegels noch erkennen lässt, und auf der anderen Seite in den Porenkanal hinein verfolgt werden kann. Solche scharf abgesetzte Zapfen im Innern des Kegels, wie sie Ruland zeichnet, existieren nicht. Merkwürdig ist, dass gerade Ruland so entschieden die Hauser'sche Behauptung freier Nervenendigung bestreitet. Was ist es anders als freie Nervenendigung, wenn in Rulands Fig. 4 c und Fig. 8 die Nervenfasern sich verjüngen und verschmelzen „zu einem einzigen hyalinen Faden, der ohne Mühe bis in das letzte Drittel des äusseren Kegels verfolgt werden kann,“ und dieser Kegel dabei offen, also doch wohl lufterfüllt ist?

Der nervöse Inhalt, bestehend aus den Fortsätzen der Nervenendzellen (oder Nervenendfasern selbst?) und der Begleitzellen, welche der Hypodermis angehören, füllt vielmehr den ganzen Innenraum des Kegels und Porenkanals aus, ohne dass Lufträume zwischen den einzelnen Elementen vorhanden wären, von welchen Ruland zwar nie spricht, die man aber nach seinen Zeichnungen notwendig annehmen muss.

Die in Ruland's Fig. 4 A gezeichneten Grubenkegel habe ich bei *Vespa vulgaris* und *Polistes* ebenfalls gefunden, jedoch sehr spärlich (Fig 100 a). Sie sind deutliche Nervenendorgane, funktionell also von den Forel'schen Flaschen und den Champagnerpfropfen zu trennen, welche ich nicht für Sinnesorgane halten möchte, jedenfalls nicht für Riechorgane.

Die Porenplatten der Wespen zeigen einige Abweichungen gegenüber denjenigen der Schlupfwespen. Sie sind vor allem viel kürzer im Verhältnis zur Breite als jene, sie haben dadurch eine mehr elliptische Form. Ferner sind sie bei den von mir untersuchten Arten stets in eine Grube der Fühlerfläche versenkt, so dass sie nur eben das Niveau derselben erreichen. Bei Schlupfwespen erheben sie sich häufig über die Fühlerfläche. Die Wände der Gruben, in welchen die Platten versenkt sind, berühren sich übrigens nahezu (bei *Polistes* Fig. 111) oder vollständig (bei *Vespa* Fig. 110), so dass man eigentlich eher von einer Spalte als einer Grube sprechen könnte. Wie eine solche Porenplatte auf dem Fühlerquerschnitt aussieht, erklären am besten Figuren (Fig. 110 c, 111 a). Während die Porenplatten vieler Schlupfwespen als dünnwandige Rinnen beschrieben werden können, welche, den Boden nach aussen gekehrt, der Fühlerfläche aufliegen, sind die Verhältnisse bei den Vespiden

etwas komplizierter. Die Seitenwände der Rinne sind nämlich so stark verdickt, dass sie wulstförmig ins Innere der Rinne sich verwölben, deren Lumen stark verengernd. Bei *Vespa* nähern sich die Wände so sehr (s. das Schema), dass für die Weichteile im Innern nur ein ganz schmaler Spalt bleibt.



Nach aussen erweitert sich derselbe dann plötzlich und wird schliesslich durch eine Membran geschlossen. Dieselbe ist jedoch bei *Vespa* nicht wie bei Ichneumoniden zart und dünn, sondern deutlich in der Mitte verdickt, so dass sie auf Querschnitten dreieckig aussieht, wie nebenstehendes Schema zeigt. Neben der verdickten Stelle bleiben auf beiden Seiten Streifen, die von dünner Membran gebildet sind.

Bei *Polistes* (Fig. 111 a) schien mir die Membran ganz unverdickt, also wie bei *Cryptus*. Auch ist die Verengung im Inneren nicht so hochgradig wie bei *Vespa vulgaris*. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass auch bei *Polistes* die Verschlussplatte in Wirklichkeit dick ist. Der Weichteilinhalt schon der engen Stelle in der Porenplatte hat nämlich ein eigentümlich glänzendes Aussehen, welches die Abgrenzung zwischen ihm und dem durchsichtigen Chitin sehr erschwert. Wie oben erwähnt, möchte ich hierbei an eine chitinoide Veränderung der Zell- oder Nervensubstanz denken.

Den Inhalt des zu jeder Porenplatte gehörigen Porenkanals findet man färbbar, und ich bemerkte in demselben gewöhnlich einen centralen stärker gefärbten Streifen, welcher sich von innen nach aussen allmählich verschmälert, an der Porenplatte selbst angekommen, wieder plötzlich verbreitert und in nicht deutlich sichtbarer Weise endigt. Die weiteren Feinheiten, die Ruland zu finden glaubt, sind wohl wieder Kunstprodukte, beruhend in Verderbnis der Präparate.

Eine Zone mit Hämatoxylin stark färbbaren Chitins fand ich wie Ruland stets vorhanden (Fig. 110, 111).

Betreffs der anthophilen Hymenopteren habe ich dem bisher, besonders durch Schiemenz, Kräpelin und Ruland bekannt gewordenen nichts neues hinzuzufügen. Ich konnte im Wesentlichen nur die Resultate genannter Forscher bestätigen.

Fig. 112 zeigt eine Porenplatte von *Eucera* Fig. 113 eine solche von *Bombus*, Fig. 103 den Fühlerquerschnitt eines kleinen *Bombus* im Übersichtsbild, Fig. 101 dasselbe von *Eucera*.

Hübsche Präparate erhält man auch, wenn man die Fühler z. B. von *Eucera* in weiter unten zu beschreibender Weise durch Chrompikrinschwefelsäure entfärbt und mit Methylenblau färbt. Man sieht dann sehr deutlich die Gruppen von Champagnerpfropfen und Flaschen auf jedem Gliede, daneben zahllose Porenplatten. Dass erstgenannte zwei Arten von Organen Sinneswerkzeuge sein sollten, ist mir etwas zweifelhaft, doch weiss ich eine andere plausible Deutung gleich den bisherigen Untersuchern nicht anzugeben.

Lepidoptera.

Unter den Schmetterlingen gelten wenigstens die Nachtschmetterlinge allgemein als mit einem ausserordentlich feinen Riechvermögen ausgestattet, insbesondere soweit es sich um Aufspürung des weiblichen Geschlechtes durch das männliche handelt. Von dieser fast unbegreiflichen Feinheit des Geruchssinnes zeugt aufs neue eine Angabe von Forel (106 pg. 185), welche das schon von älteren Autoren her bekannte bestätigt. Von den Tagschmetterlingen habe ich nichts in Erfahrung gebracht, was bei ihnen hohe Entwicklung des Geruchssinnes nachweist.

Experimente über den Wert der Fühler bei der Begattung liegen vor von Hauser und von

Forel. Ersterer bemerkte bei *Saturnia carpini* L. und *Ocneria dispar* L. nach Exstirpation der Fühler niemals eine Begattung; bei Forel, welcher mit *Bombyx mori* experimentierte, suchte das Männchen das Weibchen nicht mehr auf grössere Entfernungen auf, wenn ersterem die Fühler fehlten; zu einander gesetzt, begatteten sich die Tiere jedoch.

Hauser vermisste die bei unverstümmelten Tieren vorhandene Reaktion auf stark riechende Stoffe (Carbolsäure, Terpentinöl) nach Exstirpation der Fühler bei *Saturnia, Smerinthus, Vanessa.*

Ich habe in ähnlicher Weise wie Hauser mit zahlreichen Schmetterlingen experimentiert. Die verwendeten Arten waren: *Vanessa urticae, V. Jo, Pieris napi, P. rapae, Rhodocera rhamni, Papilio Podalirius, Anthocharis cardamines, Saturnia carpini* ♀, *Harpyia vinula, Macroglossa stellatarum, Smerinthus ocellatus, S. populi.*

Sie ergaben alle, obgleich frisch eingefangen, oder vor kurzem, vor 1—24 Stunden, ausgeschlüpft, dasselbe negative Resultat, d. h. sie reagierten auf schwach riechende Stoffe (Honig etc.) gar nicht, auf die stärkstriechenden Äther und Öle selten in einer kaum merklichen Weise. Bei Annäherung eines erwärmten Glasstabes auf 1—2 cm bewegten sie meistens die Fühler. Nachdem ich dieses Verhalten wiederholt hatte konstatieren können, war es mir um so auffallender, dass vier im Spätherbst ausgeschlüpfte Exemplare von *Vanessa Jo* sich anders verhielten. Wenn ganz kleine Mengen Lavendelöl, Bergamott- oder Rosmarinöl an eine Nadel gebracht wurden, und man nun diese den Fühlern von unten her auf 1—2 cm Entfernung nahe brachte, so trat ein mehr oder weniger energisches Zurücklegen der Fühler ein. Um dieselbe Wirkung bei Annäherung an die dorsale Fühlerseite zu erhalten, musste der Reizstoff näher gebracht werden, oder in grösserer Menge vorhanden sein. Auch dann wurde nicht etwa der Fühler vom Reize weggebogen, sondern ebenfalls nach oben und hinten, also der Nadel entgegen, zurückgelegt. Daraus geht hervor, dass höchst wahrscheinlich die Reizung nur an der unteren, ventralen Seite zustande kommt, wo die Grubenkegel sich befinden.

Ganz ebenso war das Verhalten gegen Wärmereiz.

Entfernte man den Reiz nicht, wenn die Fühlerreaktion eintrat, so flatterten die Tiere meist ein Stück weit fort.

Wenn beide Fühler bis zum Grunde abgeschnitten waren oder mit Paraffin überzogen wurden, hörte jede Spur von Reaktion auf die Riechreize auf. Der Palpenspitze, welche die von vom Rath entdeckte flaschenförmige Grube mit Sinneshaaren trägt, konnte das riechende Öl ganz nahe gebracht werden, ohne allen Erfolg.

War der Rüssel ausgestreckt, so erzeugte Annäherung des Reizstoffes an seine Spitze meistens ringelnde Bewegungen.

Die Schmetterlinge waren im übrigen durch den Verlust der Fühler in ihrem Benehmen nicht beeinflusst. Wurde nur der Fühlerknopf entfernt, so erfolgte die Reaktion noch prompt und sicher, sie trat auch noch, allerdings merklich abgeschwächt, ein, wenn die Fühler auf die Hälfte ihrer Länge verkürzt waren.

Die Sinnesorgane der Schmetterlingsfühler.

Ausser Schuppen und verschiedenen Arten von Haaren findet man an den Fühlern sämtlicher Schmetterlinge Grubenkegel, an denjenigen der Spinner, Eulen, Schwärmer, Spanner und Kleinschmetterlinge noch die am distalen Ende jedes Gliedes stehenden Endzapfen. Diese und die Grubenkegel halte ich für die Vermittler des Geruches. Vor vom Rath waren die Grubenkegel nur bei den Tagfaltern genau bekannt, genannter Forscher fand sie auch bei den übrigen Familien auf, und ich

kann ihr allgemeines Vorkommen bestätigen. Einzelne Spinner, Schwärmer und Eulen sind sogar geradezu Musterobjekte zum Studium dieser Organe (z. B. *Porthesia chrysorrhoea* mit ihren glashellen Fühlern). Lespès hatte schon bei Spinnern und Eulen das Vorkommen von Gruben angegeben und gefunden, dass diese auf die Unterseite der Fühler beschränkt sind. Er beschreibt sie jedoch als geschlossene Gruben und hält sie für Hörorgane.

Kräpelin bemerkte auch bei den Tagfaltern, dass die ventrale Fühlerfläche der alleinige Sitz der Grubenkegel ist. Auch bei den von mir untersuchten Arten zeigte sich dies. Dagegen muss ich die Angabe Hauser's, welcher die Grubenkegel als auf den Fühlerkolben beschränkt bezeichnet, dahin berichtigen, dass ich sie in grosser Zahl auch auf dem Fühlerschafte gefunden habe. Lespès glaubte sie auf die zwei letzten Fühlerglieder beschränkt.[1])

Bei den gefiederten Bombycidenfühlern sitzen die Grubenkegel auf den Fiedern und dem Stamme der Fühler. Die entsprechenden weiblichen Fühler sind einfacher gebaut und besitzen eine bedeutend kleinere Zahl von Gruben. Bei *Orgyia gonostigma* ♂ ist die Zahl der Grubenkegel das Vielfache von der Zahl derselben beim flügellosen Weibchen. Bei *Saturnia carpini* ♀ sind die Grubenkegel selten, dagegen viele Fühlhaare vorhanden, Schuppen fehlen ganz. Der sehr grosse Unterschied in der Grubenzahl bei ♀ und ♂ der Spinner, zusammengehalten mit der evidenten Bedeutung ihres Geruchssinnes in sexueller Beziehung macht es in hohem Masse wahrscheinlich, dass die Grubenkegel die Organe jenes Sinnes sind. Es könnten ja auch von anderen Organen nur noch die weiter unten zu besprechenden Endkegel in Betracht kommen, da diese und die Grubenkegel die einzigen hier vorkommenden Organe sind, welche den Bedingungen entsprechen, welche wir heutzutage schon an ein Riechwerkzeug bei Insekten stellen dürfen. Bei den übrigen Schmetterlingen, besonders den Tagfaltern und Schwärmern sind die Unterschiede in der ganzen Körpergestaltung und Lebensweise viel geringfügiger als bei den Spinnern, ja oft fehlen sie ganz. Da stimmt es nun sehr gut, dass bei diesen Familien auch die Sinnesorgane der männlichen und der weiblichen Fühler nahezu gleich entwickelt sind. Dies spricht sehr dafür, dass die Grubenkegel zur Lebensweise in Beziehung stehen. Dass das trägere, oft flügellose und unbehilfliche Weibchen der Spinner das Männchen nicht aufsuchen kann, ist klar, daher muss zur Begattung das Männchen das Weibchen zu finden wissen, und dazu bedarf es der Geruchsorgane. Dass gerade der Geruchssinn hiebei thätig ist, können wir a priori nicht voraussetzen, wissen es aber aus den Beobachtungen, die ich oben erwähnte, nach welchen die Männchen mancher Spinner durch Weibchen ihrer Art, welche sie nicht sehen können, weither angelockt werden. Schwärmer- und Tagfalter-Weibchen sind in gleichem Masse beweglich und lebhaft

---

[1]) Wenn man darauf ausgeht, sich eine Übersicht über die Fühlersinnesorgane eines Schmetterlings oder anderen Insektes zu verschaffen, ohne die histiologischen Einzelheiten studieren zu wollen, kann ich eine Methode, die ich schon oben erwähnte, sehr empfehlen, da sie mir gute Dienste geleistet hat. Wenn man die in Alkohol gehärteten Fühler nämlich in einer Lösung von Pikrinschwefelsäure mit einem Zusatze von etwas Chromsäure 1—2 Tage lang im Paraffinofen stehen lässt, entfärben sich die Fühler vieler Arten mehr oder weniger, und lassen sich dann ausgezeichnet aufhellen und untersuchen. Feinheiten an den Weichteilen kann man nun freilich nicht studieren.

Nicht alle Fühler entfärben sich in dieser Lösung, so z. B. die meisten Käferfühler nicht; einzelne Hymenopteren zeichnen sich dagegen dadurch aus, dass ihre vorher schwarzen Fühler durch diese Behandlung wasserhell werden, *(Eucera, Chrysis)*; hier nimmt sich dann eine nachträgliche Färbung mit Methylenblau sehr hübsch aus, ist aber sehr vergänglich. Die Fühler von *Bombus* werden nur braun, die von *Pompilus* und allen von mir untersuchten Schmetterlingen gelbbräunlich. Das Verfahren ist mir viel bequemer als die Chlorbleiche mit *Eau de Javelle*, welche die Weichteile zum mindesten nicht weniger schädigt. Bei schon vorher hellen Objekten (Schmetterlingsrüssel) bewirkt eine kurze Einwirkung jener Mischung eine scharfe Begrenzung der Nerven und Ganglien und ein auffallend deutliches Hervortreten der Kerne. Kein Farbstoff dringt so rasch wie jene Lösung in die dünnen Fühler und Rüssel ein.

wie die Männchen, und so bedarf das Männchen nicht so sehr einer vollkommeneren Ausrüstung mit Sinnesorganen; vielmehr stehen sich beide Geschlechter hierin gleich.

Bei den Sphingiden sind die Grubenkegel besonders schön und zahlreich ausgebildet; nur bei *Macroglossa stellatarum* fand ich sie spärlich, statt der Kegel fand ich hier meistens Haare. Da *Macroglossa* im Gegensatze zu den anderen untersuchten Schwärmern am Tage fliegt, dürfte jene Verminderung der Riechorgane keine zufällige sein. Die Struktur der Fühler ist im übrigen ganz dieselbe wie bei andern Schwärmern, auffallend ist nur, dass alle Gewebe des Fühlerinneren braun pigmentiert sind. In den zu den Fühlhaaren gehörigen Sinneszellengruppen wird das Pigment grauschwarz, ist aber nicht geformt, körnig, sondern diffus und ziemlich durchsichtig.

In Fig. 37, 38, 39 gebe ich einige Übersichtsbilder über den Bau der Sphingidenfühler und die Verteilung der Sinnesorgane auf denselben. Von dem Verhältnis der langen Fühlhaare zu den Grubenkegeln, welches hier theoretisch interessant ist, habe ich früher gesprochen (216 pg. 28 f).

Die Grundform der Fühler ist bei Schwärmern dreikantig. Die eine schmälste Seite trägt zahlreiche Schuppen, zuweilen vereinzelte dicke, dicht über ihrer Basis rechtwinklig abgebogene Borsten, deren Porenkanal weiter ist, als derjenige der Schuppen. Wie Herr Dr. Vosseler fand und mir zeigte, ordnet sich die hier sehr niedrige Hypodermis unterhalb dieser Borsten zu eigentümlichen Zellknospen an, ähnlich den Geschmacksknospen der Wirbeltiere; zuweilen finden sich an diesen Stellen im Epithel eingeschlossene Kapseln mit homogenem färbbarem Inhalt; die Bedeutung dieser Gebilde ist mir unbekannt.

Die beiden anderen Seiten des Fühlerquerschnittes tragen Tast- oder Fühlhaare [1]) und Grubenkegel. Die Fühlhaare sind hier sehr lang und dick, ihr Inhalt ist färbbar, die Zellgruppen an ihrer Basis stehen mit den Nerven in Zusammenhang. Wird ein Querschnitt nahe einem der Enden eines Fühlergliedes angelegt, so findet man mehr Fühlhaare als Kegel (Fig. 37), wird er durch die Mitte gelegt, so überwiegen die Kegel. Ferner, je näher ein Längsschnitt nach Art der Fig. 38 an der Kante des Fühlers angelegt wird, desto mehr Grubenkegel findet man, je näher der schuppentragenden Schmalseite des Fühlers, desto mehr Haare. Hieraus ergiebt sich, dass die Kegel immer nur auf die Mitte jedes Gliedes beschränkt sind. Über vorkommende Übergänge zwischen Fühlhaaren und Grubenkegeln vergl. 216 pg. 28.

Das Aussehen der Grubenkegel bei Schwärmern wird durch Fig. 35 und 36 illustriert, woraus zugleich hervorgeht, dass die Gruben etwas gegen die Fühlerspitze hin geneigt sind (wie bei Pflanzenwespen). Oft ist der Kegel so zart, dass er kaum zu sehen ist. Zu dem Schutz dieser zarten Gebilde durch Lagerung in einer Grube kommen noch blasse Schutzhaare (Fig. 37), welche nur in den mit Grubenkegeln besetzten Bezirken sich finden, und wahrscheinlich keine Sinnesfunktion haben, sondern nur den Zweck erfüllen, Schädlichkeiten von den zarten Sinneskegeln fernzuhalten.

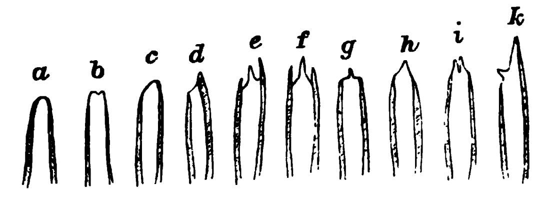
Die Endzapfen, von welchen ich schon erwähnte, dass sie allen Schmetterlingsfamilien mit Ausnahme der Tagfalter zukommen, sind schon von Leydig und Ruland beschrieben. Sie kommen bei Spinnern in der Mehrzahl, sonst in der Einzahl an jedem Fühlergliede vor. Sie stehen als conische oder zylindrische Zapfen von ziemlich dickem Chitin am distalen Ende eines jeden Fühlergliedes. Erst auf der Spitze dieses Zapfens findet sich nun ein eigentliches kleines Sinneskegelchen. Es können

---

[1]) Ich verwende den Ausdruck Fühlhaare statt Tasthaare, welch letzterer der allgemein gebräuchliche ist, deshalb, weil die Schmetterlinge mit ihren Fühlern nicht tasten. Tasthaare nenne ich nur solche, mit denen getastet, d. h. aktiv ein Gegenstand wiederholt und absichtlich berührt wird.

deren auch zwei sein, oder es kann fehlen und statt seiner nur eine Stelle an der Zapfenspitze sich finden, wo das Chitin stark verdünnt ist. Der dicke Zapfen stellt nur eine Erhebung der Fühlerwand dar, bestimmt, das Sinnesorgan möglichst frei in die Luft ragen zu lassen; man sieht dies daran, dass die zierliche Skulptur der Fühleroberfläche sich häufig auf den Zapfen fortsetzt, und so diesen als einen ihr angehörigen Teil erkennen lässt.

Die kleinen Sinnesorgane auf diesen Endzapfen sind insofern ganz interessante Organe, als sie sehr variabel sind und eben in den häufig stattfindenden Variationen das Prinzip an den Tag kommen lassen, welches ihrer Organisation zu Grunde liegt. Ich drücke mich hier teleologisch aus, um Weitschweifigkeiten zu vermeiden; ich hoffe nicht missverstanden zu werden: Das Ende des Zapfens ist eine irgendwie geformte Membran von äusserster Dünne, welche den Zweck hat, das Nervenendorgan in möglichst nahe Beziehung zur Luft und deren Beimengungen zu setzen. Die dünne Stelle musste aber wegen ihrer Zartheit einen Schutz gegen gröbere Einflüsse, vor allem gegen mechanische Berührung erhalten. Das konnte durch überragende Schutzhaare geschehen, oder der Zapfen selbst konnte eine diesem Zwecke entsprechende Gestalt annehmen.



In den nebenstehenden Figuren a—k habe ich einige Formen solcher Zapfen skizziert, wie sie teils bei verschiedenen Arten, teils bei verschiedenen Individuen, oft aber auch an den verschiedenen Gliedern eines Fühlers gefunden werden. c, d, e, k (f) sind schon durch die überragende Chitinzacken des Zapfens genügend geschützt, die anderen bedürfen der Schutzhaare. Bei *Acherontia atropos* findet man Zapfen von der Form a, überragt von langen starken Schutzhaaren. Es besteht also bei diesen Organen, wie den Riechorganen der Insekten überhaupt, das Princip, ein mit einer ganz dünnen Chitindecke bekleidetes Nervenendorgan der Luft möglichst auszusetzen, dabei aber gegen mechanische Insulte doch geschützt zu halten.

Ich will hier gleich hinzufügen, dass ich auch durch eine ungezwungene Hypothese erklären zu können glaube, in welcher Weise die Kegel der Endzapfen und die Grubenkegel sich in die Thätigkeit des Riechens teilen. Ich vermute, dass die Grubenkegel als Riechwerkzeuge hauptsächlich nur dann in Thätigkeit treten, wenn das Insekt fliegt, die Endzapfen aber daneben auch in der Ruhe. Die Grubenkegel liegen oft so tief unter der Oberfläche, nur durch eine enge Mündung mit der Luft in Berührung, dass nicht bewegte Luft schwerlich die etwa in ihr enthaltenen Gerüche genügend rasch und reichlich zu den Kegeln tragen wird. Man betrachte in dieser Hinsicht Grubenkegel von der Form der Fig. 117 b. So wie aber das Insekt fliegt, wird die Luft und werden mit ihr die Gerüche schon viel leichter in die Gruben eindringen. Vollends aber, wenn die Fühler selbst in vibrierender Bewegung sind, wie bei Sphingiden, bei welchen jeder Teil des Körpers vibriert, solange das Tier fliegt, dann werden die Bedingungen für Eindringen der Gerüche in die Gruben sehr günstige sein. In noch erhöhtem Masse gilt das Gesagte für die zusammengesetzten Gruben der *Dipteren*, welche wegen ihrer engen Mündung zum Riechen in der Ruhe geradezu unbrauchbar scheinen. Da ist es nun interessant, dass gerade bei den hier in Betracht kommenden zwei Insektenfamilien (*Lepidopteren* und *Musciden*) das Experiment eine hochgradige Unempfindlichkeit gegen vorgehaltenen Riechstoffe nachweist, während wir nach der Lebensweise der Tiere annehmen müssen, dass ihr Riechvermögen fein entwickelt ist. Dies erklärt sich am einfachsten daraus, dass wir meistens nur mit dem ruhig sitzenden Tiere experimentieren können. So wie aber

das Tier läuft oder gar fliegt, werden die vorher für das Eindringen der Gerüche ungünstigen Bedingungen günstiger gestaltet, und das Tier riecht jetzt viel feiner.

Bei anderen Familien tritt dies weniger zu Tage, da bei ihnen (Käfer, Hymenopteren) die Kegel, überhaupt die Riechorgane, entweder auf der Fläche stehen, oder doch die Gruben nicht diese Enge und Tiefe erreichen, wie bei Schmetterlingen und Fliegen. Doch wird auch bei jenen anderen Familien das Fliegen die Feinheit des Riechvermögens erhöhen, und von einigen Insektenarten ist ja bekannt, wie sie willkürlich ihre Fühler lebhaft vibrieren lassen, wahrscheinlich um so die daran befindlichen Organe ausgiebiger mit der Luft in Berührung zu bringen *(Pompiliden, Ichneumoniden.)* Ganz besonders thun sie dies, wenn sie einen Geruchseindruck bekommen haben, und diesen nun genauer prüfen wollen. Den Lepidopteren und Dipteren fehlt das Hilfsmittel des aktiven Vibrierens. Diese Vibrationsbewegungen der Wespen sind zu vergleichen dem Schnüffeln der Säugetiere, mit dem Unterschiede nur, dass diese die Luft aktiv gegen ihr Riechorgan bewegen, während die Insekten ihr Riechorgan gegen die Luft bewegen.[1]) Dass dies auch möglich ist, haben diejenigen Forscher nicht bedacht, welche forderten, das Riechorgan der Insekten müsse so gelegen sein, dass das Tier aktiv die Luft durch einen Saugapparat darüber hinstreichen lassen könne. So gelangte Wolff zur Überzeugung, sein „Riechorgan" am Gaumen der Biene verdiene diesen Namen allein, weil nur hier ein geeigneter Luftzug durch einen von ihm entdeckten Pumpmechanismus hergestellt werde. Und viele andere Forscher, von Lehmann (174) an bis auf G. Joseph (150) suchten mit denselben Überlegungen das Riechorgan an den Atemöffnungen des Hinterleibes.

Kehren wir zurück zu den Riechorganen der Schmetterlinge, so erübrigt es noch, über die Tagfalter einiges mitzuteilen. Die Grubenkegel sind hier auf einen verhältnismässig kleinen Teil des Fühlers beschränkt, wie man aus dem Übersichtsquerschnitte Fig. 105 sieht. Dafür fehlen sie aber auch, wie erwähnt, denjenigen Gliedern nicht, welche den „Stiel" des Fühlerknopfes bilden. Die Stelle, welche die Gruben trägt, ist immer rinnenförmig flach eingesenkt, so dass bei manchen Arten der Fühlerquerschnitt nierenförmig wird *(Pieris, Rhodocera).* Bei *Vanessa urticae* und *V. Jo* laufen zwei solche Rinnen den ganzen Fühler entlang.

Die Fig. 34 und 117 zeigen Grubenkegel in starker Vergrösserung, zugleich sieht man, dass bei verschiedenen Arten die Kegel und Gruben ganz charakteristisch unterschieden sind. Dass jedoch auch bei einem Individuum die Form wechseln kann, zeigt die Nebeneinanderstellung von Fig. 117 a, b und c.

Mit ein paar Worten muss ich noch der eigentümlichen opaken Masse gedenken, welche den Querschnitten der Fühler ein so sonderbares Aussehen giebt. Leydig hat dieselbe zuerst besprochen, vom Rath hat jene Stelle dannu nrichtig zitiert. Er sagt (pg. 433): „Bei den Tagfaltern wird die Untersuchung bedeutend dadurch erschwert, dass der Kolben der Antenne mit eigentümlichen Konkrementen erfüllt ist, welche schon von Treviranus erwähnt wurden; dieselben sind, wie Leydig mitteilt, von Schlossberger als Harnsäurekristalle erkannt worden." In Wirklichkeit sagt Leydig, die Masse löse sich in Essigsäure unter schwacher Gasentwicklung, und danach scheiden sich aus der Lösung Kristalle aus, welche als Harnsäure erkannt seien. Danach würde das Konkrement selbst keine Harnsäure sein können, sondern vielleicht ein Urat.

---

[1]) Vergleiche Moquin-Tandon (212): Chez la plupart des Vertébrés il résulte de la situation de l'organ olfactif au devant de l'appareil respiratoire, que les molécules odorantes arrivent à la membrane pituitaire, portées par le courant de l'inspiration; chez les Gastéropodes, au contraire, c'est l'organ olfactif qui va au-devant des molécules odorantes.

Im durchfallenden Lichte sieht die Masse grau aus, wie ich sie in Fig. 105 gezeichnet habe. Darin sieht man feine blaue Punkte, Querschnitte von Nerven ohne Zweifel, und längsgeschnittene Nervenästchen. Im auffallenden Lichte erscheint das Konkrement intensiv silberglänzend, wie Guanin. Nach innen zu ist es scharf begrenzt, es umschliesst, wie mir scheint, einen Blutraum oder Luftraum, der auf Schnitten häufig leer gefunden wird.

Das Konkrement hielt ich zuerst für freiliegend, sah dann aber bei *Pieris napi* deutlich, dass es in pallisadenförmigen Zellen liegt. Aus mir unbekanntem Grunde fehlte, obgleich alle Schnitte gleich behandelt waren, einzelnen jede Einlagerung von Konkrement, andere sahen völlig undurchsichtig aus, wieder andere haben zum Teil frei sichtbare Zellen, während die andere Hälfte silberglänzend und undurchsichtig war. Gegen die freien Zellen hin wurde der glänzende Stoff spärlicher und zeigte sich als amorphe körnige Masse.

Die **Taster der Schmetterlinge** verdienen diesen Namen nicht, weil sie nie zum Tasten benützt werden, und wegen ihrer Unbeweglichkeit auch nicht benützt werden können. Sie tragen zahlreiche Schuppen von grosser Länge, und an ihrer Spitze die von vom Rath entdeckte flaschenförmige Grube mit stiftförmigen Sinnesorganen. Bei Bombyciden sitzt sie gewöhnlich unterhalb der Tasterspitze. Ich habe diese Sinnesorgane bei zahlreichen Arten untersucht, und im wesentlichen überall gleich gebaut gefunden. Die Stifte halte ich für massiv, demnach auch nicht für Riechorgane. Sehr gut würden sie sich als Hörorgane auffassen lassen, doch fehlt jeder Beweis. Der zu den Stiften führende Nerv läuft frei durch den mit Blut erfüllten Hohlraum des Tasters.

Die Gruben finden sich bei beiden Geschlechtern in gleicher Ausbildung, auch bei Nachtschmetterlingen *(Orgyia gonostigma, Antherea Pernyi)*.

Die Sinnesorgane der Schmetterlingsrüssel.

Die Rüssel der Tagfalter, Eulen, Spinner und Spanner besitzen an ihrer Spitze ausser der sehr reichen Skulptur des Chitins mehr oder weniger zahlreiche zapfenförmige Anhänge von sehr verschiedener Länge und Gestalt bei den einzelnen Arten, rund oder kantig, am Ende mit einem deutlich abgesetzten kegelförmigen Spitzchen besetzt. In Fig. 45—58 habe ich einige der sehr verschiedenartigen Formen in gleichem Grössenverhältnis abgezeichnet und die Zahl der auf einer Rüsselhälfte vorkommenden Zäpfchen annähernd angegeben. Bei Sphingiden und Zygaenen sind die Zäpfchen auf dem ganzen Rüssel verteilt, also nicht auf die Spitze beschränkt. Bei den oft sehr unvollkommen entwickelten Rüsseln der Bombyciden wechseln beide Arten der Verteilung.

Ich habe mich vergeblich bemüht, zwischen der Zahl und Form der Zapfen einerseits und der Lebensweise und dem sonstigen anatomischen Baue des Schmetterlings andererseits nähere Beziehungen aufzufinden. Das nur kann man sagen, dass an den stark rückgebildeten Rüsseln die Zäpfchen wenig oder gar nicht entwickelt sind. Es finden sich dann an ihrer Stelle deutliche Homologa, nämlich kleine warzenartige Erhebungen, auf denen ein derbes Haar sitzt *(Antherea Pernyi* ♀, *Smerinthus ocellatus)*. Das Haar ist das Homologon des Kegels, die Warze dasjenige des Zapfens. Ersterer ist lang ausgewachsen, letzterer dagegen ganz rückgebildet.

Sonderbar sind die grossen Unterschiede an Länge und Zahl der Zapfen bei oft nahe verwandten Arten. Man vergleiche z. B. die Zapfen von *Vanessa urticae* Fig. 42 mit denjenigen der nah verwandten und nur wenig grösseren *Vanessa polychloros*. Die Zapfen der letzteren Art sind beinahe doppelt so gross wie die des Nesselfalters und dabei zahlreicher (100 : 60). Wie sehr die Grössenverhältnisse

der Zapfen andere sind, als die der ganzen Tiere, zeigt der Vergleich zwischen *Arctia Caja* und *Pygaera bucephala*, *Pieris sinapis* und *Coenonympha pamphilus*, *Scoria* und *Biston betularius* (Zwei Spanner). Charakteristisch ist jedoch, dass die Zapfen verwandter Arten stets die Verwandtschaft darin zeigen, dass die Gestalt der Zapfen eine ähnliche ist; die verschiedenen Arten von *Argynnis* z. B. haben glatte Zapfen ohne alle Ausschmückung, *Pieris* hat in seinen verschiedenen Arten kurze Zapfen mit seitlichen Leisten (Fig. 50) und relativ langem Kegel, *Vanessa* hat einen Zackenkranz u. s. w.

Weitaus am reichsten ausgestattet ist von den untersuchten Arten die Rüsselspitze von *Agrotis (Triphaena) pronuba* (Fig. 53) mit zahlreichen riesigen Zapfen; am geringsten entwickelt fand ich die Organe bei sonst wohlgebildeten Rüsseln bei *Papilio Podalirius*.

Bei den Sphingiden (*Sphinx euphorbiae*, *Macroglossa stellatarum*), welche nicht rudimentäre Rüssel wie *Smerinthus* ♀ haben, finden sich die Zapfen in Gruben eingesenkt, aus denen sie nur mit der Kegelspitze hervorragen. Eine solche Grube steht ganz nahe der Rüsselspitze (Fig. 44).

Der feinere Bau der Zäpfchen ist meines Wissens bis jetzt noch nirgends beschrieben, genauer bekannt ist nur der chitinöse Teil. Ich habe die Zäpfchen auf Längsschnitten des Rüssels von *Vanessa Jo* und *V. urticae* untersucht, ferner auch an unzerschnittenen Rüsseln, die sich leicht selbst mit starken Vergrösserungen untersuchen lassen. Die Bilder, welche ich bei Verwendung verschiedener Methoden erhielt, stimmen nicht recht zu einander. Wohl die besten Bilder erhielt ich mit Chrompikrinschwefelsäure, welche die Kerne und Nervenfasern sehr deutlich macht. An solchen Präparaten fand ich, dass ein Nervenfaserbündel von dem Rüsselnerven sich zu jedem Zapfen abzweigt. Noch ehe dasselbe in den Zapfen eintritt, erfährt es eine starke ganglienartige Verbreiterung. Da ich die Hauptmasse der Fasern durch diese Anschwellung hindurchziehen sah, ohne sich mit den Zellen in Verbindung zu setzen, ist es mir zweifelhaft, ob hier ein Ganglion vorliegt. Ich erhielt mehr den Eindruck einer Anschwellung der Nervenscheide; jedenfalls ist die scharfe Abgrenzung der Anschwellung durch eine dünne Hülle bedingt, welche sich in die Nervenscheide fortsetzt. Das fragliche Ganglion enthält mehrere sehr grosse runde Kerne. Der austretende Faserstrang („austretend“ hier im Sinne der zentripetalen Nervenleitung), ist etwas dicker als der vom Zapfen her eintretende Strang. Der Zapfen selbst enthält in seinem basalen Teile platte ellipsoidische Kerne, die der Wand nahe liegen, weiter nach dem Ende zu einige grosse runde Kerne. Mitten hindurch zieht das Faserbündel, hier sich deutlich verbreiternd, wobei die faserige Struktur erhalten bleibt. Diese Verbreiterung geht nun, wenn wir sie centrifugal verfolgen, über in einen dünnen, nicht als faserig zu erkennenden Faden von starkem Glanze, welcher, das dünnwandige, kugelförmig vorgewölbte Ende des Zapfens durchlaufend, meistens deutlich bis in den Kegel (Fig. 42) verfolgt werden kann. Letzterer hat an der Basis deutlich sichtbare Wandungen von gelbem Chitin, welche sich gegen seine Spitze hin zu einer unmessbar feinen Membran verdünnen.

Anders stellten sich die Verhältnisse dar, wenn die Präparate in Sublimat oder Müller'scher Flüssigkeit aufbewahrt waren. Der Nerv und der ganglienartige Körper im Rüssel waren dann nicht sichtbar, man sah nur einen Strang in den Zapfen eintreten und hier in eine scharf kontourierte Kugel übergehen, welche die distale Hälfte des Zapfens ganz ausfüllte. Der im Kegel endigende glänzende Faden war auch hier sichtbar, ohne dass man indessen seinen Ursprung erkennen konnte. Der ganze Zapfen nahm in letztgenannten beiden Flüssigkeiten eine dunklere Farbe an. Das eben geschilderte und in Fig. 41 wieder gegebene Bild könnte auf Schrumpfungsprozessen beruhen, ich halte daher das nach Pikrinschwefelsäurebehandlung erhaltene für das richtigere.

Auf den vorstehenden anatomischen Befund mich stützend, halte ich die Zäpfchen für Sinnes-

organe und zwar jedenfalls für vollkommene Tastapparate, denen aber Schmeck- (und Riech-?) vermögen schwerlich fehlen wird. Dass sie mechanische Bedeutung haben, zum Aufreissen der Blütenzellen und Nektarien dienen, glaube ich nicht.

Newport (221 pg. 900—902) hält diese Organe für Tastorgane, Fritz Müller (214) für Geschmacksorgane. Derjenige Forscher aber, welcher sie am gründlichsten bearbeitet hat, und sie in einer ganzen Reihe von Abhandlungen (ich zitiere nur eine) bespricht, nennt sie „Saftbohrer." W. Breitenbach will ihnen neben der bohrenden und stechenden Thätigkeit auch die Funktion des Tastens nicht absprechen. Ein bohrendes Sinnesorgan?! Breitenbach hat hauptsächlich getrocknete Objekte benützt, weil diese nach seiner Ansicht das Wesentliche ebenso wie frische und gehärtete zeigen. Das Wesentliche sind ihm also die Chitinteile, und hiedurch scheint mir die unrichtige Deutung, die er für die Organe giebt, erklärt. Er stellt sie mit chitinösen Widerhaken, die er an manchen Rüsseln gefunden hat, in eine Reihe, und nimmt für beide Organe dieselbe Bestimmung, das Aufreissen der Nektarien an.

Das erste meiner Argumente gegen diese Auffassung Breitenbach's konnte derselbe sich desshalb nicht selbst sagen, da es an trockenen Rüsseln nicht zu bemerken ist; die Zäpfchen stehen nämlich nicht etwa fest auf ihrer Unterlage, sondern sind derselben beweglich aufgepflanzt, indem weiches Chitin sie gelenkartig mit dem Rüssel verbindet. Wo die Zapfen lang sind, (wie bei *Agrotis, Biston, Vanessa polychloros, Argynnis Paphia*), stehen sie an frisch abgeschnittenen Rüsseln unordentlich durcheinander und bewegen sich bei Druck auf's Deckglas leicht und ausgiebig. Schon dies macht sie zum Bohren ungeeignet. Ferner steht der Kegel auf den Zapfen in den meisten Fällen nicht unbeweglich fest, sondern die Kuppel, welche den Zapfen abzuschliessen pflegt, und dem Kegel als Piedestal dient, ist von weichem nachgiebigem Chitin, und würde nachgeben, wenn mit dem Kegel ein Druck auf einen festen Gegenstand ausgeübt würde. Endlich der Kegel selbst ist nicht zum Bohren geeignet, da er eine ganz zarte Spitze hat; letzere ist übrigens oft ziemlich stumpf. Weiterhin ist es auch mit den Zacken (bei *Vanessa*) und Leisten mit vorspringenden Ecken, Breitenbach's „Radialplatten" (bei *Pieris, Rhodocera, Pygaera* etc.), schlecht bestellt, indem diese Gebilde besonders günstig für das Aufreissen der Nektarien sein sollen, bei zahlreichen Arten (*Argynnis*) aber vollständig fehlen. Bei diesen Faltern finden wir nur glatte Zapfen mit einem noch dazu ziemlich stumpfen Kegelchen; und doch würden die Argynnisarten nicht weniger notwendig einen Apparat zum Öffnen der Nektarien brauchen, als die anderen, wenn ein solcher Apparat überhaupt nötig wäre. Ich sehe in den Zacken und Leisten der Zapfen nur wieder eine völlig nutzlose architektonische Ausschmückung, eine „Spielerei der Natur."

Vernichtend für Breitenbach's Auffassung musste aber die Untersuchung der Rüssel einer Schmetterlingsfamilie werden, welche B. merkwürdigerweise ganz übergangen hat, der Sphingiden. Da hier die Zäpfchen in tiefen Gruben stehen, aus denen nur der Kegel herausragt (Fig. 44) und ausserdem die Zäpfchen nicht auf die Rüsselspitze beschränkt sind, sondern, in viel grösseren Abständen als bei Tagfaltern stehend, über den ganzen Rüssel verbreitet sind, ist hier an mechanische Bedeutung der Zapfen, an Bohren, nicht zu denken.

In vielen Fällen ist am Rüssel eines Tieres deutlich die Art abzulesen, wie man sich die Entstehung der Zäpfchen zu denken hat. Die Rüssel zeigen an zahlreichen Stellen, namentlich gegen die Wurzel hin, kreisrunde Lücken im dunkelbraunen gerippten Chitin, welche aus glashellem Chitin bestehen, und von einem braunen ringförmigen Wall aus Chitin umgeben sind. Aus der Mitte des hellen Chitinfeldes ragt ein Haar hervor, in anderen Fällen schon ein Gebilde, das man ebensowohl

Haar als Kegel nennen könnte. Zum Tast- oder Schmeckzäpfchen werden diese umwallten Haare (Fig. 43) nun dadurch, dass die ganze helle Chitinplatte mit samt dem Kegel oder Haare sich über die übrige Oberfläche erhebt, bis der Ring zu einem mehr oder weniger hohen Cylinder geworden ist. Oft bleiben die Zäpfchen auf einer niederen Stufe stehen, sie werden nicht einmal so hoch wie breit und stellen dann nur kleine Knöpfchen mit einem Dorne besetzt dar (*Zygaena*, *Smerinthus* ♀). Bei *Smerinthus* ♀, wo der Rüssel zum Saugen untauglich und rudimentär ist, verlieren auch die Zäpfchen die Eigenschaft, welche sie zum Riechen und Schmecken befähigt, das zarte Ende des Kegels; statt eines Kegels finden wir ein derbes spitziges Haar.

Eine nahe Beziehung besteht, wie ich glaube, zwischen den Schmeckzäpfchen[1]) und den Endzapfen der Fühler vieler Schmetterlinge, welche ebenfalls als wesentlichen Bestandteil einen zarten Kegel zu haben pflegen, welcher auf einem zapfenartig sich erhebenden Teile des Chitinkleides der Fühler postiert ist.

Die Schmetterlingsraupen.

Ich habe nirgends Angaben über Bau und Anordnung von Hautsinnesorganen bei Raupen, welche dem Riechen oder Schmecken dienen könnten, gefunden. Früher habe ich eine kurze Notiz über die mutmasslichen Riechorgane und eine Abbildung derselben gegeben (216 pg. 41, Fig. a und b) Die Unterschiede zwischen den einzelnen Arten sind geringe, nur sind bei dunklen Raupen die Chitinteile meist sehr dunkel und undurchsichtig, bei hellen Raupen dagegen fast weiss.

Ich habe untersucht: *Antherea Pernyi* (ein Atlasspinner), *Orgyia gonostigma*, *Mamestra pisi*, *Saturnia carpini*, *Macroglossa stellatarum*.

Die Fühler haben, wie bei Larven häufig, wenige langgestreckte Glieder mit ganz kahler Oberfläche. Nur das äusserste Ende trägt Sinnesorgane, zu welchen ein deutlich sichtbarer Nerv tritt, der Wand entlang laufend. (Im folgenden halte ich mich speziell an *Antherea*.) Zwei sehr lange Borsten mit ganz engem Lumen überragen die übrigen Organe weit. Diese bestehen in blassen dünnwandigen Kegeln von der für Larven ganz charakteristischen Form (Fig. 32.) Ihr längsfaseriger Inhalt ist die direkte Fortsetzung des Nerven, der vor dem Kegel eine kleine Anschwellung zeigt (wie im Schmetterlingsrüssel) ohne indessen ein deutliches Ganglion zu bilden. Ausser diesen Kegeln erhebt sich ein kugelförmiger Knopf von braunem Chitin über die Oberfläche. In ihn tritt ein Nervenzweig ein und verteilt sich an einen kleinen Kegel der beschriebenen Art und einige abgegrenzte Stellen des Chitins, welche kreisrunde dunkle Flecken darstellen, und mir mit den öfters erwähnten Gruben ohne Kegel identisch zu sein scheinen, welche bei Larven sehr verbreitet sind (vergl. Dytiscuslarve pg. 85). Ihre Funktion ist mir unklar. Die Kegel halte ich, da Tastfunktion durch die überstehenden Tastborsten für sie unmöglich gemacht wird, für Riechorgane.

Die Unterlippe besitzt weder Riech- noch Schmeckorgane, und auch der Tastsinn ist auf die Unterlippentaster beschränkt. Jeder derselben trägt zwei lange Tastborsten, in welche ein Nerv eintritt, faserig, zuvor leicht anschwellend, aber ohne ein eigentliches Ganglion. Die Unterlippe selbst trägt zwei blasse dicke Zapfen, welche indessen keine Sinnesorgane sind.

---

[1]) So habe ich die Zäpfchen schon in meiner früheren Arbeit pg. 39 genannt. Es soll damit nicht gesagt sein, dass sie allein dem Geschmackssinne dienen, sondern sie sind sicher daneben Tastorgane, vielleicht Riechorgane. Aber das lässt sich nicht in einem Namen ausdrücken, und der Geschmack ist hier doch wohl am wichtigsten.

Am interessantesten sind die Nervenendigungen des Unterkiefers, der hier nicht zum Beissen dient. (Fig. 65). Seitlich trägt er einen kurzen gedrungenen zweigliedrigen Taster, in welchen ein sich stark verbreiternder kräftiger Nervenstamm eintritt, um, sich wieder verjüngend, ins Endglied zu gelangen. Hier versorgt er eine Anzahl blasser stumpfer Kegel, vielleicht auch einige „Gruben ohne Kegel“, welche, wenn sie von der Fläche gesehen sind, sich als je zwei gegen einander verschobene Kreise darstellen. Die Seitenwände des Tasterendgliedes sind sehr dick, seine kegeltragende Endfläche ganz dünn, von glashellem, durchsichtigem Chitin.

Der eigentliche Kiefer ist mit einigen sehr starken gekrümmten Borsten besetzt, zu deren Fuss Nerven treten. Bei *Macroglossa* sind diese Borsten stumpf, bei *Antherea* und *Orgyia* spitzig. Die Borsten sind mit einem kleinen, etwa bis zu ihrer Mitte reichenden Lumen versehen, welches unscharf begrenzt ist. Mehrfach sah ich in demselben einen spitzigen glänzenden Stift liegen. Ob er ein Kunstprodukt war, kann ich nicht bestimmt sagen, glaube es aber kaum, weil ich die Erscheinung an einzelnen bestimmten Borsten auf beiden Maxillen in gleicher Weise beobachtete.

Zwischen den Borsten, von ihnen weit überragt, befinden sich zwei Zapfen von nahezu zylindrischer Gestalt, mit einem scharf abgesetzten, abgerundeten Spitzchen (Fig. 65, wiederholt aus meiner früheren Abhandlung, wo die Zeichnung schlecht reproduziert war). Diese Zapfen zeigen im Inneren Verhältnisse, wie ich sie sonst nirgends wiedergefunden habe. Der zylindrische Teil besteht aus dickem gelbem Chitin, welches nach vorne zu plötzlich in eine weisse durchsichtige Modifikation übergeht, welche die äussere Begrenzung des abgesetzten Endzapfens bildet. In diesem Endzapfen nun liegt, scharf gegen das weisse Chitin abgegrenzt, ein Gebilde, das am besten einem Fingerhut sich vergleichen lässt, und wieder aus gelbem Chitin besteht. Das Chitin desselben wird gegen die Kuppe zu dünner und blasser. Innerhalb dieses Fingerhutes sieht man nun den nervösen Teil des Organes endigen, bestehend aus einer längsfaserigen, durchsichtigen Masse ohne Kerne; wo sie den Fingerhut verlässt, wird sie breiter, behält aber die faserige Struktur, und erhält hier eine feinkörnige plasmatische Umhüllungsschicht.

Das auffallendste ist mir an diesen Organen, dass offenbar innerhalb der aus weissem Chitin bestehenden Hülle noch ein gelber Chitinkörper sich befindet. Ich möchte in dieser Beziehung daran erinnern, dass auch bei den Schmeckorganen am Gaumen der kauenden Insekten (*Dytiscus* Fig. 17) Verhältnisse vorkommen, die hieran erinnern. Auch dort ist nämlich in weisses Chitin eine das Nervenendorgan direkt umschliessende Schicht dunkelgelben Chitines in eigentümlicher Weise eingelagert.

Bemerkenswert ist auch bei den beschriebenen Organen der Raupen wie bei jenen der Fühler das Fehlen eines Ganglions vor dem Eintritte des Nerven in das Haargebilde.

Man schreibt den Raupen einen feinen Geschmack zu, weil sie in der Wahl der Futterpflanzen sehr feine Unterschiede machen und wählerisch sind.

G. Joseph behauptet auch das Vorkommen zahlreicher „Schmecknäpfchen“: „Die Schmecknäpfchen ... sind schon bei den Raupen so gut entwickelt, dass manche Arten lieber verhungern, als ihnen nicht schmeckende Nahrung annehmen“. Ob Joseph zahlreiche Schmecknäpfchen gesehen hat, oder ihr Vorhandensein nur aus dem Benehmen der Raupen erschliesst, geht daraus nicht hervor. Ich habe an der Stelle, wo die anderen Insekten ihre Geschmackskegel besitzen, an der ventralen Seite der Oberlippe, bei Raupen stets vergeblich nach solchen gesucht.

Forel hält den Geschmack für den leitenden Sinn der Raupen. Er sagt (106 pg. 218):

„Tout le monde a vu que c'est par le goût que les chenilles reconnaissent surtout la plante qui leur convient. Quand elles ont faim, elles essaient de diverses feuilles, mais s'arrêtent bientôt jusqu'à ce qu'elles aient reçu celle qui leur convient ou celles qui leur conviennent.“

Ich habe früher (216 pg. 41) die Vermutung ausgesprochen, der Geschmackssinn der Raupen sei sehr wenig entwickelt, dagegen stehe der Geruch auf hoher Stufe; ich war dazu bestimmt erstens dadurch, dass ich keine Schmeckorgane finden konnte, und zweitens weil ich glaube, dass das Benehmen der Raupen nicht die Annahme feinen Schmeckvermögens notwendig macht. Ich möchte jetzt meine Ansicht in einem Punkte modifizieren, nicht weil ich unzweifelhafte Äusserungen von Geschmackssinn gesehen hätte, sondern weil ich mich überzeugt habe, dass die von mir beschriebenen und abgebildeten Sinnesorgane, welche ich als Riechorgane deute, auch dem Geschmackssinne dienen können. Für Riechorgane hielt und halte ich die Kegel der Fühler und die der Unterkieferlade (Fig. 32, 65), unsicher bin ich betreffs der Kegel der Unterkiefertasters, welche neben dem Tastsinne vielleicht noch dem Geruche dienen. Neuerdings habe ich mich nun durch Beobachtung fressender Raupen an *Vanessa Jo* überzeugt, dass die Mundteile, speziell auch die Unterkieferlade (nicht aber die Fühler) während des Fressens in einem Flüssigkeitstropfen sich zu bewegen pflegen, welcher wohl aus dem Safte der Nesselblätter, vermehrt durch ein Mundsekret der Raupe, besteht. Die Zapfen am Unterkiefer und die Kegel am Unterkiefertaster können demnach während des Fressens nicht als Riechorgane funktionieren, da sie in Flüssigkeit und nicht in Luft sich befinden. Die Zapfen der Lade können aber auch nicht der Tastfunktion dienen, denn diese ist durch die starren Borsten ausgeschlossen. Da ich nun kaum glauben kann, dass diese Sinnesorgane während des Fressens funktionslos sein söllten, halte ich es für nicht unwahrscheinlich, dass sie zur Vermittelung von Geschmackseindrücken verwendet werden. Daran halte ich jedoch fest, dass zahlreiche Raupen die Fähigkeit besitzen, es einer Pflanze schon durch den Geruch anzumerken, ob sie ihre Futterpflanze ist oder nicht, und nach wie vor glaube ich, dass ausser den Kegeln auf den Fühlern die Sinnesorgane der Maxille die Vermittler des Geruchssinnes sind. Ich sehe durchaus keine Schwierigkeit in der Annahme, dass diese Nervenendapparate bald als Organe des Riechvermögens, bald des Schmeckvermögens dienen, und daneben vielleicht noch andere Sinnesempfindungen, die schwer kontrolierbar sind, vermitteln, etwa Temperatureindrücke und dergl.

Ich habe bei zahlreichen von mir aufgezogenen Raupen Gelegenheit gehabt zu sehen, dass sie manche Pflanzen unter keinen Umständen anbeissen, selbst wenn sie noch so hungrig sind. Dass es bei manchen Raupen und manchen Pflanzen anders ist, habe ich ebenfalls beobachtet. Diese Raupen sind vielleicht weniger wählerisch, oder der Geruch der Pflanze hatte Ähnlichkeit mit der eigentlichen Futterpflanze, und es musste erst durch Verletzung der Pflanzenzellen mittelst der Mandibeln der spezifische Duft recht zum Ausströmen kommen, ehe die Raupe ihren Irrtum bemerkt.

Die Raupen wie die pflanzenfressenden Insekten überhaupt sind insofern in einer für das Erkennen der Pflanzen sehr günstigen Lage, als sie ihre Riechorgane so ausserordentlich nahe an die Blätter heranbringen können. Es giebt schon sehr wenige Pflanzen, die dem Menschen sich nicht durch einen charakteristischen Geruch bemerklich machten, wenn man sie vor die Nase hält; wie viel mehr müssen alle Pflanzen auf die Geruchsorgane der Insekten einwirken, die ihnen auf Bruchteile eines Millimeters genähert sind, ja sie geradezu berühren können. Gerade bei Raupen lässt es sich oft gut beobachten, wie sie, auf einem Blattrande entlang kriechend, diesem von beiden Seiten ihre Maxillen ganz nahe bringen, ohne doch denselben zu berühren. Hierbei beriechen sie die Blätter offenbar.

Diptera.

Nachdem ich die *Coleoptera*, *Hymenoptera*, *Lepidoptera* etwas ausführlich behandelt habe, will ich die folgenden Ordnungen nur ganz kurz mit Bezug auf unsere Fragen berühren.

Versuche von Hauser und besonders von Forel bestätigen, was von vorneherein nach den histiologischen Untersuchungen P. Mayer's und anderer wahrscheinlich war, dass bei den Dipteren die Fühler der Sitz des Geruchssinnes sind. Dass ein empfindliches Riechvermögen vorhanden ist, steht ausser Zweifel.

Die Organe des Geruchssinnes sind Grubenkegel, ähnlich denjenigen der Schmetterlinge. Den *Diptera brachycera* eigentümlich sind die grossen zusammengesetzten Gruben mit vielen Kegeln, welche schon mehrfach beschrieben sind. Ich habe oben darauf hingewiesen, dass diese zusammengesetzten Gruben, welche eine blasenförmige Einstülpung des Fühlers mit nur enger Mündung bilden, zum Riechen eigentlich wenig geeignet scheinen, da die Gerüche schwer zu den perzipierenden Organen hineindringen können. Erst die rasche Bewegung des Fliegens macht die Bedingung für Riechfunktion dieser Gruben günstiger. Dass neben den zusammengesetzten Gruben noch kleine einfache Grubenkegel sich finden, spricht nicht gerade gegen Riechfunktion eines der beiden Teile. Immerhin hat sich mir bei Betrachtung der grossen Gruben, etwa an *Eristalis tenax*, die Überlegung aufgedrängt, dass viëlleicht diese Gruben mit den flaschenförmigen Gruben der Schmetterlingstaster in Beziehung zu setzen seien. Hier wie dort scheint es mir der Überlegung wert, ob man nicht eher an Hör- als an Riechapparate zu denken hat. Die Nervenendigungen in den Schmetterlingstastern halte ich zum Riechen für gänzlich ungeeignet, bei den Dipterengruben möchte ich es im Zweifel lassen, da ich keine Schnitte durch dieselben untersucht habe. Die einfachen Gruben sind bei den von mir untersuchten Brachyceren so zahlreich, dass es nicht nötig erscheint, auch noch die grossen Gruben zu den Riechorganen zu zählen.

Wenn man nicht darauf ausgeht, die Histiologie des nervösen Endapparates zu untersuchen, sondern nur über Zahl und Anordnung der Sinnesorgane sich unterrichten will, erreicht man dies wieder viel leichter und bequemer als durch mühsame Schnittserien durch die schon oben erwähnte Methode der Entfärbung mit warmer Chrompikrinschwefelsäure, welche gerade bei den Brachyceren ausgezeichnete Resultate giebt. Die dunklen *Eristalis*-fühler sind in kurzer Zeit farblos und durchsichtig.

Betreffs der Fühler von *Tipula* konnte ich die Angabe von vom Rath bestätigen, dass auf dem zweiten und dritten Gliede sich zahlreiche einfache Gruben mit Kegel finden, auf den späteren Gliedern immer weniger. Ganz ähnlich bei *Ctenophora*.

Bei *Culex pipiens* ♂ fand ich an den buschigen Fühlern keine einzige Riechgrube, dagegen auf der schlanken Verlängerung des Fühlers blasse gekrümmte Haare, zweifellos die Riechorgane darstellend. Die Weibchen der Culiciden, welche uns in Sommernächten in unangenehmer Weise daran erinnern, dass sie selbst in vollständig dunklem Zimmer unsere unbekleideten Körperteile zu finden wissen, jedenfalls mit Hilfe des Geruches, besitzen dementsprechend recht zahlreiche Riechorgane, weit zahlreichere als die Männchen, welche an den nächtlichen Beutezügen der Weibchen keinen Teil nehmen. Die blassen gekrümmten Riechhaare, zwischen längeren zarten Fühlhaaren stehend, finden sich beim Weibchen auf dem ganzen Fühler, beim Männchen nur auf dessen letzten Gliedern. Sie sind so zart und blass, dass sie sich leicht der Beobachtung entziehen, besonders wenn die Fühler in Canadabalsam liegen. In Fig. 66 habe ich derartige Riechhaare von *Culex* ♀ gezeichnet.

Erwähnen muss ich noch, dass die Schwingkölbchen oder Halteren der Dipteren als Geruchsorgane ausgesprochen worden sind (Hicks), wohl desshalb, weil sie bei ihrer raschen Vibration mit etwa in der Luft verteilten Riechstoffen besonders ausgiebig in Berührung kommen müssen. Heutzutage ist diese Anschauung nicht mehr aufrecht zu erhalten, ebensowenig, glaube ich, die Deutung der Halterensinnesorgane als Hörwerkzeuge. Viel ansprechender scheint mir die Deutung Weinland's, wonach diese sensiblen Apparate zur reflektorischen Steuerung des Fluges mithelfen.

Dipterenlarven.

Von diesen untersuchte ich experimentell und histiologisch die im Wasser lebende Larve und Puppe von *Culex pipiens*. Der Erfolg chemischer Reizungen war gleich Null, die Tiere sind sehr wenig empfindlich, sowohl gegen Gerüche wie gegen Geschmäcke. Dem entspricht es, dass ich an diesen Tieren keine Stelle gefunden habe, welche Sinnesorgane trägt, die zur chemischen Sinnesthätigkeit geeignet erscheinen könnten. Überall, speziell auch an den Fühlern, nur lange braungelbe Fühlhaare. Der leitende Sinn scheint der Gesichtssinn zu sein.

Eine andere Dipterenlarve *(Stratiomys)* ist in ganz überraschendem Masse unempfindlich gegen chemische Reize; ich konnte überhaupt mit keinem chemischen Reizmittel eine Reaktion erzielen. Der Geschmack fehlt hier offenbar gänzlich. An diesen Tieren erlebte ich ein seltenes Beispiel von Lebenszähigkeit: Ein Exemplar lebte in Müller'scher Flüssigkeit nach 4 Stunden, 3 andere in 80% Alkohol gelegte Exemplare machten hierin 2 Stunden lang Bewegungen ganz der Art, als ob sie im Wasser lägen. Jetzt spaltete ich jedem durch einen Schnitt ein Körpersegment, damit der Alkohol eindringen könne. Das geschah auch, die Weichteile der angeschnittenen Stelle geronnen sofort. Trotzdem lebten die Tiere noch 2½ Stunden, also im ganzen 4½ Stunden in 80% Alkohol! Erst in der letzten halben Stunde wurden die Bewegungen schwächer.

An den Mundteilen dieser Larve konnte ich ausschliesslich starre, krallenförmig gekrümmte Haare finden, nichts, was einem Schmeckorgane gliche.

Pseudoneuroptera.

Die Ausbildung der Fühler und der auf ihnen befindlichen Sinnesorgane schwankt in dieser Ordnung ganz bedeutend.

Aus der Familie der *Physopoden* habe ich eine wahrscheinlich der Gattung *Heliothrips* angehörige Form untersucht, welche im August 1893 auf der Insel Norderney plötzlich in Millionen auftrat (wahrscheinlich durch den herrschenden Südwind vom Festlande herüber verschlagen), und nur 1 mm an Länge misst. In Fig. 59 habe ich eine Antenne dieses Tieres abgebildet. Die 2 Endglieder tragen nur Haare, die 4 vorhergehenden Glieder je einen blassen leicht gebogenen Zapfen an ihrem distalen Ende. Der Zapfen ist am viertletzten Gliede kleiner als auf den übrigen, erhält deutlich sichtbar einen Nervenzweig, und besteht aus ganz zartem Chitin. Höchst wahrscheinlich sind dies Riechorgane.

Perla bicaudata. Die Fühler werden zweckmässig mit Chrompikrinschwefelsäure entfärbt. Die einzigen Sinnesorgane, die ich gefunden habe, sind zahlreiche gewöhnliche Fühlhaare, die nach aussen leicht gekrümmt sind. Die Fühlerglieder gleichen sehr jenen von *Forficula* (s. u.) Gruben und Kegel habe ich nicht gefunden, überhaupt keinerlei Riechorgane. In den Fig. 62 und 63 habe ich ein Fühlerglied der *Imago* von *Perla* neben ein solches von der Larve gestellt, wovon näheres unten.

Ephemera vulgata scheint des Geruchssinnes völlig zu entbehren; da das ausgebildete Insekt gar keine Nahrung mehr aufnimmt, sondern seine ganze Beschäftigung in der Vollziehung der Begattung beruht, ist eine mangelhafte Ausstattung mit Sinnesorganen wohl erklärlich. Zur Erfüllung jenes Lebenszweckes scheint der Gesichtssinn auszureichen.

An den Fühlern an *Ephemera* kann man sehen, welchen einfachen Bau ein solches Organ annimmt, wenn ihm die Funktion fehlt. Der ganze Fühler trägt kein einziges Sinnesorgan, nicht einmal ein Fühlhaar, geschweige denn eine Geruchsgrube, stellt vielmehr einen kahlen kurzen Dorn dar.

Von Libellen untersuchte ich mehrere Arten von *Aeschna* und *Calopteryx virgo*. Beide Gattungen besitzen an den kurzen dünnen Fühlern die schon von früheren Autoren erwähnten Grubenkegel, jedoch in geringer Anzahl, namentlich *Calopteryx*. Der Gesichtssinn scheint bei diesen Raubtieren durchaus der leitende Sinn zu sein. Das Geschmacksorgan ist auffallend gut entwickelt, wovon unten Näheres.

Neuroptera.

Von den echten Neuropteren habe ich nur *Chrysopa* untersucht. Die drei Autoren, welche sich über die Antennalorgane dieses Tieres geäussert haben, stimmen schlecht überein. Leydig fand zwischen den zahlreichen Fühlhaaren Gruben ohne Kegel, Hauser gebogene blasse Zapfen oder Kegel am distalen Ende der Glieder, Kräpelin äusserst zarte Haare auf einem gewaltigen Porenkanal. Den Befund von Hauser und von Kräpelin kann ich bestätigen, nicht den von Leydig. Kräpelin hat nicht dieselben Organe wie Hauser abgebildet, beide bestehen vielmehr nebeneinander, und zwar, da sie auf den sehr zahlreichen Fühlergliedern sich immer wiederholen, ist ihre Zahl eine bedeutende.

Larven der Neuroptera und Pseudoneuroptera.

Von den Neuropteren und Pseudoneuropteren sind uns für die vorliegende Untersuchung die wasserbewohnenden Larven vorzugsweise interessant. Von Wert wird es auch sein, Vergleichung vorzunehmen zwischen der wasserbewohnenden Larve und der luftbewohnenden Imago, woraus sich einiges für das Verständnis des Wertes der einzelnen Sinnesorgane ergeben wird.

Ich experimentierte zunächst mit Larven von **Libellula depressa** und **Aeschna cyanea**. Von letzteren verwendete ich eine sehr grosse Zahl, unter welcher namentlich die jüngeren Exemplare ganz übereinstimmende Resultate gaben. Die trägen älteren Tiere und die unbeholfenen *Libellula*-Larven reagierten unsicher.

Leitender Sinn ist ganz entschieden der Gesichtssinn. Er ist es, welcher die Larven veranlasst, ihre Beute zu ergreifen, jedoch auch nur dann, wenn dieselbe sich bewegt. Nach ruhig liegenden Gegenständen sah ich die Larven nie schnappen. Um so sicherer thun sie dies jedoch, in bekannter Weise ihre „Maske" vorschnellend, wenn ein Gegenstand vor ihrem Kopfe vorbeibewegt wird, leichter wenn der Gegenstand dunkel als wenn er hell gefärbt ist. Nach einem durchsichtigen Glasstabe schnappen die Tiere nur selten. Dies ist wichtig, weil damit erwiesen ist, dass der Gesichtssinn und nicht der mechanische Sinn es ist, welcher dem Tiere die wirksame Nachricht von der bewegten Beute gab. Würde ihm diese Nachricht durch Vermittelung des bewegten Wassers und seiner mechanischen Sinnesorgane zukommen, so müsste die Farbe, überhaupt das Aussehen des bewegten Objektes gleichgiltig sein. Dass der chemische Sinn bei Wahrnehmung der Beute aus dem Spiele bleibt, geht daraus klar hervor, dass die Larve wahllos geniessbare und ungeniessbare, auch geschmack-

lose und ihr schlecht schmeckende Gegenstände mit Sicherheit ergreift. Erst wenn sie dieselben in den Mund bekommt, tritt der chemische Sinn in sein Recht. Von ihm existiert also nach bisher von mir verwendeter Bezeichnungsweise nur die dritte Phase.

Die Fühler sind auf die Wahrnehmung der Beute ohne Einfluss, ihre Entfernung hat keine merkliche Wirkung auf das Tier. Auch der Geschmackssinn sitzt nicht in ihnen. Die Fühler ergeben sich als geringwertige Gebilde auch durch die anatomische Untersuchung; sie tragen nur wenige lange dünne Haare, keine Gruben, keine Kegel.

Chemische Reizungen sind am ganzen Körper von äusserst geringer Wirkung, meist sogar ohne jede sichtbare Wirkung. Mit andern (niederen) Tieren von ähnlicher Unempfindlichkeit teilt die Aeschna-Larve die Eigentümlichkeit, durch Alkohol und ähnliche Mittel auffallend langsam getötet zu werden. Je feiner der chemische Sinn eines (niederen) Tieres ist, desto rascher stirbt dasselbe im allgemeinen in chemisch differenten Flüssigkeiten. Man könnte daran denken, die Organe des chemischen Sinnes seien wegen ihrer zarten Membran vielleicht besonders günstige Eintrittspforten für die vernichtende Flüssigkeit, und wo sie fehlten, könnten diese schwer eindringen. Für zutreffender halte ich die Auffassung, dass nicht die Widerstandsfähigkeit Folge des Mangels an Sinnesorganen sei, sondern umgekehrt die mangelhafte Entwicklung von Sinnesorganen durch den gegen äussere Einflüsse widerstandsfähigen Körperbau bedingt ist. Schützt das Integument das Tier in hinreichender Weise gegen chemische Reize, so braucht es nicht mit Empfindungsorganen ausgestattet zu sein, welche dem Tiere Kenntnis von der Gegenwart eines differenten Stoffes geben.

Ähnliche Beispiele von Widerstandsfähigkeit zum Teil noch viel höheren Grades sind: *Ranatra linearis, Nepa cinerea*, viele Dipterenlarven (vergl. pg. 117), Spinnen, *Gordius aquaticus*.

Das Schmeckvermögen der Libellenlarve ist zwar ein sehr stumpfes, aber immerhin nachweisbares und ist auf die gewöhnlichen Insektenschmeckorgane am Gaumen zurückzuführen. Äusserungen dieses Schmeckvermögens lassen sich nur bei unangenehm (besonders bitter) schmeckenden Stoffen bemerken, indem diese aus dem Munde entfernt werden. Danach wird gewöhnlich die Maske etwas vorgestreckt und bewegt, wohl um die Schmeckorgane durch Zuströmen frischen Wassers zu reinigen. Diese angegebenen Wirkungen traten ein, wenn ich Fleischstückchen oder Filtrierpapierbällchen mit Lösung von Strychninnitrat 1 : 150 tränkte (auch mit Holzessig). Ich habe öfters in folgender Weise den Versuch angestellt: Vier kleine Aeschna-Larven erhielten je ein kleines Stück Fleisch; das eine Fleischstück war rein, die drei anderen hatten 2—3 Minuten in der Strychninlösung gelegen. Alle vier Tiere bissen mit Sicherheit in das vor ihnen hin- und herbewegte Fleisch und kauten daran. Die drei bitteren Stücke wurden nach kurzem Kauen verlassen, es traten dann die Reinigungsbewegungen ein; das reine Fleischstück wurde dauernd festgehalten. Chininsulfat scheint weniger empfunden zu werden, wenigstens sah ich grosse Aeschnalarven Fliegen *(Musca, Calliphora)*, die mit Chininbisulfatlösung 1 : 80 injiciert waren, oder Chininsulfat in fester Form im Abdomen hatten, stundenlang im Munde halten. Fleisch, das mit Tinte getränkt war, wurde (allerdings von den weniger wählerischen grossen Exemplaren) durchaus nicht verschmäht.

Das auch anatomisch konstatierte Fehlen äusserer Schmeckorgane zeigt sich auch darin, dass Fleischsaft und Zuckerlösung niemals eine Beute vortäuschen und desshalb Reaktionen hervorrufen, etwa analoge Greifbewegungen wie bei *Dytiscus*. Sicherlich giebt es auch keine anderen Stoffe, die in dieser Weise wirksam wären, die Organe zur Perception fehlen eben gänzlich.

Die Larven von **Perla** und **Chloroperla** habe ich nur anatomisch untersucht und zwar um ihre Sinnesorgane mit denen der Imago zu vergleichen. Man betrachte die Figuren 62 und 63, welche

entsprechende Fühlerglieder von der Imago und der Larve von *Perla* darstellen. Die der Imago besprach ich schon oben. Charakteristisch ist die grosse Zahl einfacher Fühlhaare. Die Larve besitzt Haare am Vorderrande der Glieder, besonders der gegen die Fühlerbasis zu gelegenen Glieder (Fig. 64), während bei den späteren an ihre Stelle breite ruderförmige Haare treten, ähnlich denen am Vorderrande des Kopfes der *Dytiscus*-Larven, nur mit einem deutlicheren Lumen versehen. Zwischen diesen Ruderhaaren stehen, wie die stärker vergrösserte Figur 64 zeigt, auf jedem Gliede mehrere Organe, welche sich aus einer Anzahl büschelförmig zu einem Kreise angeordneter Haare zusammensetzen; innerhalb des Kreises glaube ich ein spitziges Kegelchen zu sehen, bin aber der Sache nicht ganz sicher. Bestätigte sich dies, so hätten wir es offenbar mit Grubenkegeln zu thun, ganz analog denjenigen der Spanner, Spinner und Kleinschmetterlinge, nur mit dem Unterschiede, dass der bei den Schmetterlingen sich findende Borstenkranz um den Kegel herum hier bedeutend verlängert wäre. Das Organ würde dann zweifellos dem chemischen Sinne zugehören.

Etwas ähnliches wie diese Organe finde ich bei den ausgebildeten Tieren an keiner Stelle.

Die bisher genannten Organe, gewöhnliche Haare, Ruderhaare, Büschelhaare nehmen ausschliesslich den distalen Rand jedes Gliedes ein. Die Fläche jedes Gliedes trägt dagegen ziemlich zahlreiche kleine Organe, die bald das Aussehen kleiner Grubenkegel haben, bald mehr an die kelchförmigen Organe der *Dytisciden* erinnern. Wegen ihrer Kleinheit sind sie schwer genauer zu untersuchen. Sie finden sich auch bei *Chloroperla*, doch hier viel weniger zahlreich, fehlen dagegen auf der Schwanzgabel von *Chloroperla*. Diese trägt nur Haare. Jene kleinen Organe am Fühler sind wohl als dem mechanischen Sinne zugehörig zu betrachten. Teleologisch betrachtet, ist offenbar die Bestimmung dieser Organe wie der Haare am Fühler der Imago die, durch den Druck des umgebenden Mediums, Wasser bezw. Luft, in Thätigkeit versetzt zu werden, sei es, dass das Tier seine Lage in dem Medium aktiv verändert, oder dass das sich bewegende Medium (bewegtes Wasser, Luftströmung) an dem Tier vorbeiströmt. In beiden Fällen wird das an der Körperoberfläche befindliche Sinnesorgan mechanisch gereizt werden. Da der Widerstand der Luft ein viel kleinerer ist als der des Wassers, muss bei den luftlebigen Tieren die Zahl der Perceptionsorgane grösser sein, als bei Wassertieren, wenn gleich sicher ein Reizeffekt erzielt werden soll. Ausserdem ist die Einwirkung des mechanischen Reizes auf das Nervenende dann eine leichtere, wenn der Luftstrom auf das als langer Hebelarm wirkende Haar drückt. Beide Bedingungen finden wir bei der luftlebigen Imago erfüllt, eine grosse Zahl von Nervenendigungen ausgerüstet mit Haaren. Die im Wasser lebende Larve dagegen besitzt weniger zahlreiche und kegelförmige oder knopfförmige Sinnesorgane. Ähnliche Unterschiede lassen sich auch sonst mehrfach zwischen Land- und Wasserinsekten wahrnehmen. Dem Fühler von *Perla* sieht man es ohne weiteres an, dass er keinem Wasserinsekt zugehört, umgekehrt wüsste ich kein Luftinsekt, das ähnliche Bilder lieferte, wie die *Perla*- und *Chloroperla*-Larve.

Die Larve von *Perla* besitzt ausser an den Fühlern noch an anderen Stellen erwähnenswerte Sinnesorgane. Z. B. die Spitze des inneren Kiefertasters (Fig. 5) trägt eine Art dünnchitinisierter Kegel. Es besteht hier ein ganz analoges Verhältnis zwischen Maxille und Maxillentaster, wie bei den Dytisciden (s. o. pg. 83). Der letztere hat nahezu die Länge des ersteren und stellt dessen sensiblen Begleiter dar. Ein Unterschied gegen *Dytiscus* besteht darin, dass bei *Perla* der im übrigen dickwandige Taster eine zarte Kuppe hat, bei *Dytiscus* bis zum Ende starr ist. Die in der Fig. 5 abgebildeten Organe auf der Tasterkuppe dürften sich in die Funktionen des Tastens und Schmeckens in sofern teilen, als die Haare dem Tastsinne allein, und die Kegel wohl vorzugsweise dem Geschmacke dienen mögen.

Am Kiefertaster und dem Kiefer selbst sah ich mehrfach die öfters oben erwähnten rätselhaften „Gruben ohne Kegel.“

Leicht können Sinnesorgane vorgetäuscht werden durch die in Fig. 61 abgebildeten blassen Kegelchen, welche in grosser Zahl die Unterlippe, Fläche und Rand, bedecken. Überragt von feinen starren Haaren, scheinen sie Schmeckwerkzeugen ganz ähnlich. Bei genauer Untersuchung sieht man indessen, dass man gar keine Sinnesorgane, sondern einfache Chitinerhebungen vor sich hat, welche nicht innerviert sind.

Lippentastor und äusserer Kiefertaster tragen ausser einigen Haaren und kleinen ziemlich dickwandigen Kegeln einen charakteristischen Zapfen mit schräg abschneidender Endfläche, welch letztere ganz zart und blass ist.

In allem stellt *Chloroperla* (Larve) ein verkleinertes und vereinfachtes Abbild von *Perla* dar.

Die Unterschiede an den Mundteilen der Imago und Larve sind auch wieder bedeutende. Während die Glieder der Taster bei der Larve völlig kahl sind, sind diejenigen der Imago mit Haaren dicht besetzt. Auch die Sinnesorgane am Ende der Taster sind verschieden. Während, wie erwähnt, bei dem Tasterende der Larve der Zapfen charakteristisch ist, fehlt ein solcher bei der Imago. Nur wenige kleine Kegel, darunter einige kurz und plump gebaute, finde ich bei dieser. Dagegen besitzt die Imago auf der Oberseite und am Vorderrande ihrer Lippe ziemlich zahlreiche Grubenkegel, die ich dem Geschmackssinne zuzählen möchte.

Bei Larven von *Chloë diptera*, ebenfalls im Wasser lebend, sah ich an den schlanken Fühlern nur wenige dünne Haare. An den Mundteilen konnte ich Geschmacksorgane nicht auffinden.

Orthoptera.

Ich beschränke mich hier auf einige Angaben über *Forficula auricularis*. Bei diesem Tiere sind wohl die Fühler als die hauptsächlichsten Riechwerkzeuge anzusehen.

Versuche an Forficula.

Die Methode der Feststellung des Riechorganes mittelst starker Riechstoffe, die unter Umständen, so bei den Hymenopteren, recht gute Resultate giebt, scheint mir bei den Orthopteren mit noch mehr Vorsicht angewendet werden zu müssen, als bei anderen Klassen, da man, wie dies Graber gezeigt hat und wie man jederzeit leicht bestätigen kann, bei diesen Tieren mittelst stark riechender Stoffe an jeder beliebigen Stelle Empfindlichkeit für chemische Reize nachweisen kann. Woher dies kommt, ist nicht zu sagen, aber die Thatsache ist dadurch eklatant erwiesen, dass Küchenschaben *(Periplaneta)* selbst ohne Kopf auf Gerüche reagieren (Graber). Auch die Schwanzanhänge *(Gryllotalpa)* sind zuweilen sehr empfindlich. Dass man aber durch geeignete Methoden und bei Verwendung sehr kleiner Mengen des stark riechenden Stoffes trotzdem gute Resultate erhalten kann, haben mir gerade Versuche an *Forficula* deutlich gezeigt. Lebhafte Exemplare dieser Art pflegten in runden grossen Glasschalen fortwährend am Rande entlang herumzulaufen. Ich konnte nun oben am Rande, an einer Stelle, die sie nicht berühren konnten, ganz kleine Tröpfchen einer stark riechenden Substanz anbringen (Nelken-, Rosmarin-, Lavendelöl, Kreosot, Schwefelkohlenstoff), oder auf den Boden einen kleinen Kristall von Naphthalin oder Campher bringen. Während man dem unverletzten ruhenden Tiere derartige Riechstoffe auf 1 cm nähern muss, um eine Reaktion (Zurücklegen der

Fühler, Reinigung derselben mittelst Mund und Tastern) zu erzielen, kehren die Tiere beim Laufen in den meisten Fällen 5—6 cm vor der Reizquelle um, oder machen Halt, bewegen Fühler und Taster, ziehen auch wohl erstere zur Reinigung durch den Mund. Es genügt also hier wirklich schon ein sehr schwacher Reiz, um deutlich zu wirken. Anders wenn die Fühler abgeschnitten sind, oder mit Paraffin überzogen sind: nur wenige der so behandelten Tiere unternehmen den gewöhnlichen Kreislauf in der Glasschale, und diese laufen dann unter dem Reizstoffe ganz unbeirrt durch. Vor Naphthalinkristallen schreckten sie zuweilen zurück, das thun sie aber, wie ich mich vorsichtshalber überzeugte, auch vor gleich grossen reinen Glasstückchen. Einzelne krochen auf grössere plattenförmige Naphthalinkristalle ruhig hinauf, was unverletzte Tiere nie thaten.

Die Reaktion auf einen mit ätherischen Ölen befeuchteten und dicht vorgehaltenen Glasstab trat aber nach wie vor ein, ein Zeichen dafür, dass man in der Dosierung des Reizes sehr vorsichtig sein muss. Die Gewohnheit der *Forficula*, bei Einwirkung unangenehmer Gerüche die Fühler durch den Mund zu ziehen und zu reinigen, spricht entschieden dafür, dass die hiebei ins Spiel kommende Sinnesthätigkeit ihr Organ in den Fühlern besitzt. Ich nehme keinen Anstand, nach den mitgeteilten Versuchen diese Sinnesthätigkeit als ein wahres Riechvermögen zu bezeichnen, auch wenn der Nachweis nur durch Abstossungsreaktionen erbracht ist. Anziehungsreaktion ist schwer bei *Forficula* zu erzielen. Hatten Exemplare mit und solche ohne Fühler an Fleischstückchen gefressen, und wurden diese ihnen nun weggenommen und in einiger Entfernung hingelegt, so zeigten sich die fühlerlosen Individuen beim Aufsuchen des Fleisches stets viel ungeschickter als die unverletzten. Das Verhalten beider bot aber nichts genügend charakterisches, um für oder gegen die Annahme zu sprechen, dass der durch den Verlust der Fühler geschädigte Sinn gerade der Geruch sei.

Ich habe die Fühler von *Forficula* auch anatomisch untersucht. Für die Organe des Riechens dürften wohl die zahlreichen kurzen blassen Haare zu halten sein, welche untermischt mit gelben derben Fühlhaaren stehen, von letzteren weit überragt. Neben diesen Haaren, welche vom Rath nicht ganz passend „auf der Fläche stehende Sinneskegel“ nennt, kommt noch eine andere interessante Gattung von Organen in geringer Zahl vor, die vom Rath entgangen ist, dagegen, wie es scheint, von Leydig gesehen wurde. Am besten untersucht man sie am unzerschnittenen Fühler. Diese Organe liegen in der Zahl 1—3 nahe dem distalen Ende jedes Fühlergliedes, und sehen aus, wie Fig. 70 zeigt. Man hat durchaus den Eindruck völlig geschlossener Kapseln, welche der Fühlerwand eingelagert sind und einen auf einer kleinen Kuppel stehenden zierlichen Kegel enthalten. Und in der That ist die dem Kegel gegenüberliegende Wand, die Decke der Grube, völlig geschlossen, dagegen besitzt die Grube einen ziemlich weiten seitlichen Zugang. Nur mit Hilfe einer starken Immersionslinse gelang es mir, dies festzustellen.

Ähnliche Organe, wohl ebenfalls dem Geruchssinne dienend, kommen nach mehrfachen Angaben auch bei anderen Orthopteren vor.

Die Taster von *Forficula* sind von vom Rath beschrieben; sie lassen sich ihrer hellen Farbe wegen ausgezeichnet untersuchen. Ich will hier nur erwähnen, dass auch bei diesem Vertreter der Orthopteren an Tastern und Mundteilen sich in beträchtlicher Zahl die mehrfach erwähnten rätselhaften Gruben ohne Kegel finden, z. B. an der Maxille. Diese hat wie bei *Dytiscus* u. a. einen „sensiblen Begleiter“ in ihrem inneren Kiefertaster, welcher an seiner ausgehöhlten Endfläche blasse Kegelchen trägt, die dem Geschmackssinne dienen könnten.

Die eigentlichen Geschmacksorgane im Munde der Orthopteren werden unten im Zusammenhange mit den übrigen Ordnungen abgehandelt.

Rhynchota.

Von den Rhynchoten untersuchte ich einige im Wasser lebende Formen, *Notonecta glauca* und deren Larve, *Naucoris cimicoides, Nepa cinerea, Ranatra linearis.*

Riechorgane und Riechvermögen scheinen diese Tiere auch für die Zeit ihres Ausserwasserlebens nicht zu besitzen. Die Fühler z. B. von *Naucoris* tragen ausschliesslich lange Haare. Dagegen glaube ich Geschmacksorgane bei diesen Tieren annehmen zu dürfen.

An der Spitze des Rüssels von *Pyrrhocoris apterus* beschreiben Kräpelin und vom Rath jederseits eine Gruppe kleiner Kegel, letztgenannter Autor bildet dieselben ab.

Ich habe, aufmerksam gemacht durch ein unten zu beschreibendes Experiment an *Notonecta*-larven, die Rüsselspitze dieses Tieres, sowie der oben genannten anderen Rhynchoten untersucht, und an allen Sinnesorgane gefunden, welche offenbar jenen von *Pyrrhocoris* homolog sind. Auch bei Landwanzen habe ich ähnliches gesehen (Baumwanzen).

Fig. 67 zeigt die Rüsselspitze mit eingezogenem Stachel. Um den mittleren Zapfen sichtbar zu machen, sind durch Druck auf das Präparat die beiden seitlichen Zapfen auseinandergedrückt. Die letzteren tragen an ihrem Ende je eine Gruppe (Fig. 68) von Grubenkegeln; die Kegel sind zum Teil fast vollständig in die Gruben versenkt, einige ragen aus denselben merklich hervor. Ob die Kegel alle hohl oder massiv sind, ist wegen ihrer Kleinheit schwer zu sagen, einige sind sicher hohl, vom typischen Bau der Geschmackskegel. Eine Besonderheit dieser Gebilde ist es, dass die Wand des zum Kegel gehörigen Porenkanals von dunkelbraunem Chitin gebildet ist, welcher sich gegen das helle Chitin der Umgebung scharf abhebt. Ich hebe dies hervor, weil diese scheinbar so unwesentliche Eigenschaft sich bei so vielen Insektenschmeckorganen wiederholt (*Dytiscus*, Fig. 17).

Bei den grösseren unter den Kegeln, welche sich deutlich als hohl erkennen lassen, ist ganz auffallend scharf kontouriert ein glänzender Strang zu sehen, welcher aus dem Porenkanal in den Grubenkegel eintritt und bis in dessen Mitte zu verfolgen ist. Natürlich ist die feinere Untersuchung dieser Organe nur mittelst Ölimmersionssystem zu machen.

Zwischen den zwei soeben beschriebenen Seitenteilen der Stachelscheide in der Mitte befindet sich ein runder Chitinzapfen (Fig. 67), der etwas weniger weit vorragt, und in zarten blassen Fransen endigt. Bei *Notonecta* sieht er wie ein Sinnesorgan aus, der Vergleich mit *Nepa* macht seine Sinnesorgannatur unwahrscheinlich, denn hier ist der Zapfen viel gröber gebaut und scheint kein Nervenendorgan zu enthalten.

Bei *Nepa, Naucoris* und *Ranatra* finden sich ganz dieselben Gruppen von Grubenkegeln. Doch ist es mir bei diesen Tieren nicht gelungen, zu sehen, ob die Kegel ein Lumen besitzen. Bei *Nepa* hatte ich im Gegenteil den Eindruck massiver Kegel, was ganz gut damit stimmen würde, dass bei diesem Tiere das äussere Schmeckvermögen sehr schwach entwickelt ist. Die Organe, die bei der lebhaften *Notonecta* wohl Wechselsinnesorgane des mechanischen und des chemischen Sinnes sind, haben zwar ihre Homologa bei *Nepa*, sind aber bei diesem stumpfsinnigen trägen Tiere nur zu den einfacheren Organen des mechanischen Sinnes geworden.

Die landbewohnenden Baumwanzen besitzen an ihrer Rüsselspitze dieselbe Organgruppe in sehr guter Ausbildung, jedoch sehen die Organe hier wesentlich anders aus (Fig. 69): Eine Anzahl brauner, derber Zäpfchen, gegen die stumpfe Spitze hin heller und zarter; mehrere glashelle Borsten; zwischen diesen, jedenfalls dem mechanischen Sinne angehörigen Organen versteckt zahlreiche kleine,

zarte, blasse Kegelchen, welche vor mechanischer Berührung infolge des Überragens der Tastzäpfchen geschützt sind und dem Geschmackssinne dienen werden.

Versuche an Notonecta-Larven.

Was mich zur Untersuchung der Rüsselspitze veranlasste, war die Beobachtung, dass die für gewöhnlich, den Bauch nach oben, an der Wasserfläche hängenden Larven von *Notonecta*, während sie durch alle mechanischen und durch stärkere chemische Reize sofort in die Tiefe des Wassers gejagt wurden, sich gegen Zuckerlösung in besonderer Weise verhielten. Ich liess, wenn das Tier so, den Schnabel an der Brust angelegt, ruhig lag, aus einer fein zugespitzten Glasröhre starke Zuckerlösung oder schwache Saccharinlösung über dem Kopfe des Tieres in ganz kleiner Menge zufliessen. In seltenen Fällen erfolgte Flucht, wie es bei schwachen Säurelösungen und starken Chloralhydratlösungen stets der Fall war. In den andern Fällen aber wurde der Schnabel vom Körper abgehoben und senkrecht zu dessen Längsaxe gestellt. Dann fuhr der feine Stachel aus seiner Scheide heraus, entweder um einige Sekunden ausgestreckt zu bleiben, oder (häufiger) um in raschen Wiederholungen mehrmals blitzschnell aus- und eingezogen zu werden.

Ich weiss diese Reaktion nicht recht zu deuten; ist es eine Äusserung von Unlust- oder Lust-Empfindung? Im ersteren Falle wäre die Benützung des Stachels eine Abwehrmassregel gegen einen empfundenen Reiz. Hiefür könnte sprechen, dass die beschriebene Reaktion zuweilen auf schwache Chloralhydratlösungen ebenfalls eintritt, welche sonst von Tieren unangenehm empfunden werden. Freilich pflegt auch Saccharin sonst in unangenehmer Weise zu reizen und geflohen zu werden. Die Notonectalarven flohen nie vor Saccharin, dagegen scheint Chloralhydrat ihnen auf die Dauer unangenehm zu werden, denn nach mehrmaligem Ausstrecken des Stachels pflegten die Larven in die Tiefe zu entfliehen. Da vor schwachen Säuremischungen und mechanischem Reize die Tiere stets entflohen, halte ich es für wahrscheinlicher, dass das Aufrichten des Rüssels und das Ausstrecken des Stachels ähnlich zu deuten ist, wie die Greif- und Beissbewegungen der Schwimmkäfer als Reaktion auf Fleischsaft und Zucker. Wahrscheinlich täuscht der Geschmackseindruck in beiden Fällen dem Tiere eine Beute vor, welche der Schwimmkäfer ergreifen, der Rückenschwimmer anstechen zu können glaubt. Vielleicht erfolgen dabei Saugbewegungen, wie bei Schnecken als Reaktion auf Zucker.

Nepa, *Ranatra*, *Naucoris* zeigten das hier beschriebene Verhalten nicht, *Naucoris* vielleicht nur deshalb nicht, weil sie nicht den Mund nach oben kehrt und deshalb die Reizung der äusseren Schmeckwerkzeuge nicht gelingt. Sie ist sonst sehr lebhaft und reagiert auf mechanische Reize prompt. *Nepa* und *Ranatra* sind hochgradig stumpfsinnig, reagieren selbst auf die stärksten Agentien, Chloralhydrat und Essigsäure in starken Lösungen nicht, und zeigen das merkwürdige Phänomen des ganz langsamen Absterbens in Alkohol (vergl. oben pg. 119.) *Hydrometra* ist zu lebhaft und zu scheu, um zu Versuchen zu dienen.

Die Geschmacksorgane der Insekten.

Nachdem ich bei *Dytiscus* das Geschmacksorgan ausführlich besprochen habe, habe ich bei den übrigen Insekten die Schmeckorgane bis jetzt beiseite gelassen, oder nur kurz erwähnt. Sie sollen nun hier zusammenfassend besprochen werden. Die Kenntnisse, welche wir von früheren Autoren her besitzen, vermehrt um meine eigenen Beobachtungen, gestatten es, über die Schmeckwerkzeuge

der Insekten bestimmter sich auszusprechen, als über die Riechorgane, wo noch manche wichtige Frage der Entscheidung harrt.

Ich finde es zweckmässig, die Organe des Schmeckvermögens zu unterscheiden als äussere und innere Schmeckorgane. Die letzteren liegen im Inneren des Mundes, die ersteren irgendwo ausserhalb desselben.

Bei andauernd im Wasser lebenden Tieren fällt die eine Hälfte der Thätigkeit des chemischen Sinnes, das Riechen, weg. An seine Stelle tritt in vielen Fällen die Thätigkeit eines „äusseren Schmeckorganes". Dessen Funktionen sind fast ganz dieselben wie die eines Riechorganes, und es unterscheidet sich von ihm nur dadurch, dass ihm stets flüssige, nicht gasförmige Reizstoffe zugeführt werden. Das äussere Schmeckorgan tritt bei den Insekten sehr wenig entwickelt auf, nicht zum kleinsten Teile wohl deshalb, weil ihre Haut den starren Chitinpanzer besitzt, welcher sie einerseits schützt, andererseits ihr die Ausübung von Sinnesthätigkeiten erschwert. Wir finden daher, wenn überhaupt ein äusseres Schmeckorgan, dieses stets eng lokalisiert, nie über den ganzen Körper verbreitet, wie beim Egel. Naturgemäss finden wir es am ehesten bei Wasserinsekten, bei welchen auch andere Teile als die Mundteile mit Flüssigkeiten in Berührung kommen, vor allem die Fühler.

Von entscheidender Bedeutung für das Vorhandensein oder Fehlen äusserer Schmeckorgane ist aber, wie ich zu zeigen hoffe, die Art der Nahrungsaufnahme, und zwar in folgender Weise:

Innere Schmeckorgane scheinen allen Insekten zuzukommen, wenn auch in sehr wechselnder Ausbildung. Sie sind die einzigen bei kauenden Insekten. Bei saugenden und leckenden Insekten existieren Sinnesorgane, welche chemische Prüfung der Nahrung schon vor der Aufnahme derselben in den Mund gestatten. Der letzteren Abteilung schliessen sich auch die im Wasser lebenden Kaukerfe an.

In früherer Zeit geschah es mehrfach, dass ein Autor eine Insektenfamilie mit Rücksicht auf ihr Geschmacksorgan untersucht hatte, ein solches fand, und nun mit mehr oder weniger Bestimmtheit den Satz aufstellte, damit sei das Schmeckorgan der Insekten überhaupt gefunden. Wenn nun zwei Forscher zufällig verschiedene Insektenfamilien vorgenommen hatten, konnten sie zu ganz ungleichen Schlussfolgerungen kommen (Joseph, Will). So lagen nun von den verschiedenen Familien der Insekten recht verschiedene Angaben über die Organe vor, die wir als Schmeckwerkzeuge aufzufassen hätten. In seiner oft zitierten wertvollen Abhandlung (106) hat sodann Forel die Stellung präzisiert, die wir zu diesen verschiedenen Angaben zu nehmen haben (l. c. pg. 222): „Je crois pour ma part que tous ces organes sont gustatifs."

Dieser Ansicht schliesse ich mich an, und halte die sämtlichen von Forel, Gazagnaire, Joseph, Kräpelin, Meinert, Packard, Will und Anderen beschriebenen Organe an den Mundteilen für wirkliche Schmeckwerkzeuge.

Es giebt keinen spezifischen Geschmacksnerven bei den Insekten, und darum ist das Schmeckorgan nicht an eine bestimmte Stelle gebunden, sondern je nach Bedarf, nach der Art der Nahrung und Nahrungsaufnahme kann sich aus den Hautsinnesorganen der Mundteile ein mehr oder weniger differenziertes Geschmacksorgan herausbilden. Es giebt jedoch Prädilektionsstellen, an welchen sich bei besonders zahlreichen Familien Schmeckorgane gebildet haben. Ehe ich an die Besprechung der Schmeckorgane der einzelnen Familien gehe, will ich einen Versuch zur Erklärung der aus der anatomischen Untersuchung in Übereinstimmung mit dem Experimente sich ergebenden Thatsache

machen, dass die Schmeckwerkzeuge bei kauenden Insekten anders sich verhalten als bei saugenden und leckenden. Eine solche Erklärung wird sich auf das Princip der Zweckmässigkeit zu gründen haben. Ich sehe den Grund für die Ungleichheit der Schmeckwerkzeuge bei den Insektenfamilien in dem Aggregatzustande der aufzunehmenden Nahrung. Die Insekten mit kauenden Mundwerkzeugen nehmen feste konsistente Nahrung auf, Materialien, die erst zerkleinert werden müssen, um verschluckt werden zu können. Mit den Kiefern reissen sie Stücke von den Blättern, von dem Aase, der lebenden Beute, den menschlichen Nahrungsmitteln, los. In vielen Fällen nun sind diese Materialien so trocken und saftlos, dass sie an sich gar nicht im stande sind, ein Geschmacksorgan zu erregen. Nun pflegen allerdings die meisten kauenden Insekten während des Abbeissens den Nahrungsstoff schon mit einer speichelartigen Flüssigkeit zu durchfeuchten, und durch deren Vermittelung kann ihnen ein Geschmackseindruck schon vor dem Kauen entstehen. Die Hauptsache bleibt aber, dass die abgebissenen Stücke zwischen den Kiefern zerkleinert und zerquetscht werden und in kleinen Portionen in die Mundhöhle gelangen, wo sich ihnen, wenn dies nicht schon zuvor geschah, Speichel zumischt. Jetzt ist der Moment da, wo die eigentliche Thätigkeit des (inneren) Schmeckorgans erfolgt, wo die Speise auf ihren Geschmack geprüft wird, und wo sie verworfen und wieder entfernt wird, wenn ein unangenehm schmeckender Stoff, der nicht schon durch den Geruch erkannt wurde (Chinin, Strychnin), die Speise verunreinigt hatte.

Anders die saugenden und leckenden Insekten: Diese nehmen ein schon von vorneherein flüssiges Material als Nahrung auf, sie haben nicht nötig, dasselbe vor Eintritt in den Mund zu zerkleinern. Da es nun gewiss zweckmässig ist, die Qualität des aufzunehmenden Stoffes vor der Aufnahme in den Mund zu prüfen, erhielt sich diese Fähigkeit bei diesen Insekten. Sie brauchen nur ihren Rüssel oder ihre Leckzunge in die Flüssigkeit einzutauchen, um dieselbe zu erkennen und zu prüfen.

Noch ein weiterer Zusammenhang besteht zwischen dem Saugen und der Existenz äusserer Schmeckorgane. Wenn einem kauenden Insekt der Bissen im Munde nicht behagt, weil er schlecht schmeckt, oder aus irgend einem anderen Grunde, so braucht es ihn nur fallen zu lassen, um ihn los zu sein. Mit den Stoffen, die in einen langen Rüssel eingesaugt sind, ist das nicht so einfach. Wir wissen nicht einmal, ob das Tier einen Mechanismus besitzt, welcher die im Rüssel enthaltene Flüssigkeit nach aussen entfernen könnte. Es ist also doppelt zweckmässig, wenn die prüfenden Organe schon am Eingange des Nahrungskanals sich befinden.

Diese Überlegungen auf Grund des Zweckmässigkeitsprincips, welche manchem etwas zu sehr teleologisch erscheinen mögen, würde ich nicht anführen, wenn ich nicht auf induktivem Wege, von den Einzelbeobachtungen aus, auf sie geführt worden wäre. Nach Verwertung der Vorarbeiten auf diesem Gebiete und unter Berücksichtigung meiner eigenen Erfahrungen kann ich sagen, dass wohl bei allen saugenden und leckenden Insekten äussere Schmeckorgane gefunden sind, oder wenigstens Organe, deren Schmeckfunktion zwar nicht nachgewiesen ist, welche sich aber zwanglos in die Reihe der Organe des chemischen Sinnes einreihen lassen.

Wir haben noch der im Wasser lebenden kauenden Insekten mit einigen Worten zu gedenken, von welchen ich oben sagte, dass sie ebenfalls äussere Geschmacksorgane besitzen. Dies bezieht sich ganz vorzugsweise auf die Wasserkäfer, denn die im Wasser lebenden und vom Raube sich ernährenden Neuropterenlarven sind in Beziehung auf den chemischen Sinn so schlecht gestellt, dass wir sie füglich bei Seite lassen können; sie scheinen zum Teil weder äussere noch innere Schmeckorgane zu besitzen, oder beide nur in Andeutung.

Dass die Wasserkäfer, wie ich oben gezeigt habe, durch den Besitz äusseren Schmeckver-

mögens eine Sonderstellung unter den kauenden Käfern einnehmen, ist unschwer zu verstehen, wenn man bedenkt, dass ihre Nahrung stets — zwar nicht in flüssigem Zustande sich befindet — aber von Flüssigkeit umspült ist, welche die von der Nahrung ausgehenden löslichen Stoffe den Mundteilen der Käfer (auf geringe Entfernung) zuführt, ganz analog, wie die Luft den Riechorganen der Landtiere die riechenden Dämpfe zuführt. Das äussere Schmeckvermögen der Wasserkäfer vertritt das Riechen aus nächster Nähe, den odorat au contact (Forel), das Riechtasten der Landkäfer, nicht aber das Wittern aus der Ferne.

Während den landbewohnenden Insekten mit beissenden Mundwerkzeugen der Vorteil eines äusseren Schmeckorganes abgeht, ist ihnen dafür ein reichlicher Ersatz geboten in ihrem vollkommenen Tastapparat und der soeben berührten Fähigkeit des Riechtastens. Durch die Betastung der Beute mit den drei Tasterpaaren und durch das Beriechen aus nächster Nähe haben auch die Kauinsekten die Möglichkeit, gewisse Eigenschaften der Nahrung kennen zu lernen, vielleicht nicht weniger vollständig als die Sauginsekten. Die leckenden Insekten besitzen beides, äusseres Schmeckvermögen und die Möglichkeit, durch Betasten mit den Tastern und Beriechen mit den Antennen die Nahrung zu untersuchen. Da die hierher gehörigen Insekten, z. B. die Wespen und Ameisen, häufig auch von ihren Beisswerkzeugen beim Fressen Gebrauch machen müssen, wenn sie eine erst zu zerkleinernde Nahrung geniessen wollen, ist es sehr erklärlich, dass sie ausser denjenigen Sinnesapparaten, welche den saugenden Insekten zukommen (äussere und innere Schmeckorgane), noch die bei kauenden Insekten sich findenden besitzen (Taster, zum Riechtasten befähigte Fühler).

Betrachten wir jetzt nach einander die inneren und die äusseren Schmeckorgane bei den einzelnen Ordnungen der Insekten.

Innere Geschmacksorgane.

Das wichtigste und verbreitetste der inneren Schmeckorgane ist dasjenige am Dache der Mundhöhle, am Gaumen. Meines Wissens ist Gazagnaire (113) der erste, welcher diese Organe entdeckt und als Geschmacksorgane bezeichnet hat. „Chez les Coléoptères, je localise le siège de la gustation dans la région antérieure de la paroi dorsale du pharynx."

Wolff beschrieb das von ihm für das Riechorgan gehaltene Organ am Gaumen der Biene und anderer Hymenopteren, welches offenbar dem Gazagnaire'schen bei Käfern homolog ist.

Vom Rath (255) beschreibt kurz Sinneskegel am Hypopharynx einiger Orthopteren, bei einigen anderen Tieren dieser Ordnung hatte schon zuvor Haller „becherförmige" Organe beschrieben.

Meinert, ebenso Künkel und Gazagnaire halten blasse Haare am Pharynx und der Oberlippe der Dipteren für Geschmacksorgane. Kräpelin hält dieselben für Tasthaare. Die Arbeiten von Packard (131, 132) sind mir nur aus kurzen Referaten bekannt, gehören aber ebenfalls hierher.

Kirbach beschreibt bei Schmetterlingen im Schlundkopfe liegende Papillenfelder als Geschmacksorgane.

Wir hätten somit das innere Geschmacksorgan bei allen hauptsächlichen Insektenordnungen beschrieben gefunden mit Ausnahme der Neuropteren und Rhynchoten; und bei diesen beiden Ordnungen habe ich es jetzt sehr wohl entwickelt gefunden.

Nach diesem historischen Überblick führe ich an, was ich bei den einzelnen Ordnungen gesehen habe.

Die Gaumenorgane verschiedener Insekten habe ich in den Fig. 71 bis 87 in z. T. gleicher

Vergrösserung nebeneinander gestellt. Um die Geschmackskegel hervorzuheben, habe ich sie überall dunkler gezeichnet, als sie in Wirklichkeit sich darstellen.

Coleoptera (Fig. 71—81) Das Gaumenorgan der Dytisciden ist oben ausführlich abgehandelt und in Fig. 71 gezeichnet (vergl. auch Fig. 12). Es ist das einzige, welches einen Schmeckzapfen (Fig. 13) besitzt. Das über die Einzelheiten im Bau der Kegel und Gruben dort Gesagte gilt mehr oder weniger vollständig auch für die anderen Käfer.

Die Zahl der Schmeckorgane auf jeder Gaumenhälfte ist (die Fühlhaare, die daneben stehen, nicht mitgerechnet) etwa 95 bei *Dytiscus marginalis*, 65 bei *Acilius sulcatus*, 25 bei *Colymbetes* und bei *Ilybius*.

Fig. 72 zeigt den Gaumen von *Carabus auratus*.

Fig. 75 *Cicindela hybrida*.

Fig. 73 *Staphylinus caesareus;* ebenso nur, im ganzen grösser, bei *Ocypus olens*.

Fig. 74 *Creophilus maxillosus*[1]) die Grubenkegel in verschiedenen Gruppen angeordnet.

Fig. 77 *Silpha atrata*.

Beträchtlich grösser werden die Gruppen von Grubenkegeln bei blumenbesuchenden Käfern (Fig. 78, 80.)

Fig. 78 *Strangalia quadrifasciata*.

Fig. 80 *Cetonia aurata*.

Fig. 81 *Melolontha vulgaris*.

Fig. 79 *Geotrupes silvaticus*.

Fig. 76 *Lamia textor*.

Die kleinsten Gruppen von Geschmackskegeln, nämlich nur jederseits 2, fand ich bei einer kleinen Wasserkäferlarve, deren Namen leider nicht bestimmt werden konnte.

Pseudoneuroptera und *Neuroptera*.

Fig. 82 *Aeschna cyanea*.

Die Geschmackskegel sind hier sehr gut ausgebildet und gross, ihre Zahl wird noch durch die unten zu erwähnenden an der Zunge vermehrt.

Fig. 83 *Aeschnalarve* ($3^1/_2$ cm lang).

Die Kegel sind unscheinbar und von verschiedener Grösse.

Auch bei dem schmetterlingsartigen *Ascalaphus* (Fig. 84) fand ich Grubenkegel in grosser Zahl.

Orthoptera.

Fig. 85 *Locusta viridissima*.

Die zahlreichen gut entwickelten Kegel stehen in mehreren Gruppen und werden noch durch die anderen Mundteile erheblich vermehrt.

---

[1]) Ich glaubte früher (216 pg. 33) die stärkere Entwicklung des Gaumenorganes bei *Creophilus* gegenüber demjenigen von *Staphylinus* mit der stärkeren Bewaffnung des ersteren (durch seine grossen Kiefer) in Beziehung bringen zu können, indem ich vermutete, *Creophilus* werde sich mehr als der schwächere *Staphylinus* vom Raube ernähren. Wie Herr Professor Dr. Forel mir mitzuteilen die Güte hatte, ist dies nicht der Fall, sondern *Creophilus* ist in ausgeprägtem Masse ein Aasfresser. Meine frühere Angabe ist also in diesem Sinne zu berichtigen.

Ich habe mich überhaupt überzeugt, dass es bis jetzt doch wohl noch nicht möglich ist, die Entwicklung der Geschmacksorgane der Insekten mit ihrer Lebensweise in bestimmte Beziehung zu setzen, weil das Gaumenorgan nicht das einzige Schmeckorgan ist, und die Geschmacksorgane an Kiefer und Unterlippe schwieriger zu erkennen und zu zählen sind. Es ergeben sich bis jetzt mehr nur allgemeine Anhaltspunkte.

Fig. 86 *Acridium caerulescens.*

Die Oberlippe ist hier förmlich übersäet mit den Grubenkegeln. Um derartige undurchsichtige Oberlippen gut untersuchen zu können, spaltete ich sie in ein dorsales und zentrales Blatt, und entfernte das erstere samt allen Weichteilen. Man erhält dann ausgezeichnete Übersicht über die dem Munde zugekehrten chitinösen Organe. An Zahl und Gruppierung der Organe ist *Gryllotalpa* dem *Acridium* sehr ähnlich.

Bei *Periplaneta orientalis* gelang es mir nicht, Kegel zu finden. An der Stelle, wo sonst gewöhnlich die Hauptgruppe derselben zu finden ist, stehen nur Fühlborsten, ebenso bei *Forficula.*

Hymenoptera. Mit dem Gaumenorgane der Hymenopteren habe ich mich weniger eingehend beschäftigt; es existieren jedoch Angaben von Lubbock über die Zahl der Gruben bei den einzelnen Familien (201 pg. 29): „Die Chalcididen haben oft nur eine oder zwei solcher Gruben, die Evaneaden 7, die Proctotrupiden 15, die Tenthrediniden 12—24, die gemeine Wespe 20, manche der grossen tropischen Wespen 40. Bei der Honigbiene hat aber die Drohne 50, die Königin gegen 100 und die Arbeiterin noch etwas mehr, ungefähr 110." — Die Braconiden besitzen eine nur geringe Zahl von Schmeckgruben; Wolff führt die geringe Entwicklung des Organes bei ihnen als Beweis für wenig entwickelten Geruch an! Ich glaube, man darf nicht einmal für Schlüsse über die Entwicklung des Geschmacksinnes die vergleichende Zusammenstellung der Zahlen der Grubenkegel direkt verwenden; es ist falsch, wenn man sagt, ein Insekt mit 50 Kegeln habe sicher feineren Geschmack als eines mit 25 ebensolchen. Vielmehr kommt immer als wohl zu berücksichtigender Faktor das Grössenverhältnis der Tiere in Betracht. Ich habe mehrfach Gelegenheit genommen, zu betonen, dass es eine häufig zu beobachtende Thatsache ist, dass nicht die Grösse der Einzelsinnesorgane, sondern deren Zahl in bestimmtem Verhältnis mit der Gesamtgrösse des Insektes wechselt. Darum werden wir annehmen dürfen, dass wenn ein kleines und ein grosses Insekt gleich fein entwickelten Geruchs- oder Geschmackssinn haben, die Zahl der diesem Sinne dienenden Endorgane beim letzteren, dem grösseren Tiere, grösser sein wird.

Dieses Gesetz, wenn man es so nennen will, hat freilich manche Ausnahmen, die sich übrigens vermindern dürften, wenn man den Entwicklungsgrad des Schmeckvermögens bei den einzelnen Arten genauer kennte. Es würde sich dann herausstellen, dass die scheinbar unmotiviert grosse Zahl der Schmeckorgane bei gewissen Insekten ihre guten biologischen Grundlagen hat.

Die relativ kleine Zahl der Geschmackskegel am Gaumen z. B. der gemeinen Wespe ist mit Rücksicht darauf aufzufassen, dass dieses Tier noch zahlreiche äussere Schmeckorgane besitzt, und auch die Zungenbasis noch Geschmackskegel trägt, welche also gemeinsam dem Schmeckvermögen zu dienen hätten.

Bei *Dipteren* und *Lepidopteren* habe ich Geschmackskegel am Gaumen nicht gefunden, will aber deren Existenz nicht gerade bestreiten, da die Präparation jener kleinen Teile so schwierig ist, dass sich eine kleine Stelle leicht der Untersuchung entziehen kann; Schnitte habe ich nicht angefertigt. Bei Schmetterlingen *(Pieris brassicae)* fand ich allerdings ein rundes Papillenfeld, aber die leicht papillenförmig vortretenden Knöpfchen trugen nur Fühlhaare, keine Grubenkegel. Es ist sehr leicht möglich, dass die bei den *Dipteren* und *Lepidopteren* beschriebenen „Geschmackspapillen" und „Geschmackshaare" nur solche Fühlhaare sind, wie denn auch Kräpelin die von früheren Autoren als Geschmacksorgane beschriebenen Organe im Pharynx bei *Dipteren* lieber als Tastorgane betrachten will, da sie aus geschlossenen spitzen Haaren bestehen. Kräpelin verlangt von einem Geschmacksorgan durchbohrte Chitinhülle, und ich glaube, man darf von einem solchen verlangen, dass es die Gestalt eines kurzen blassen Kegels habe, womöglich in einer Grube stehend. Höchst wahrscheinlich sind die

Gaumensinnesorgane der Lepidopteren und Dipteren homolog denjenigen der Käfer u. s. w., ob sie aber auch funktionell gleichwertig sind, scheint mir mindestens von den *Dipteren* (wegen Kräpelin's Angabe) zweifelhaft, bei den Schmetterlingen muss ich mich eines Urteils enthalten, da ich nicht sicher bin, ob nicht neben den von mir gesehenen Fühlhaaren am Gaumen noch echte Geschmackskegel sich finden lassen werden.

Endlich bei den *Rhynchota (Hemiptera)* ist mir der Nachweis eines aus zahlreichen Grubenkegeln gebildeten Schmeckorganes am Dache der Mundhöhle von *Naucoris cimicoides* gelungen. Sie stehen hier, ähnlich wie bei den Dytisciden, jederseits auf einer eckigen Platte, welche etwas in die Mundhöhle hinein vorragt, also über den übrigen Gaumen erhoben ist (Fig. 87). Bei anderen Schnabelkerfen habe ich das Organ bis jetzt noch nicht finden können.

Es würde zu weit führen, wollte ich in ähnlicher Weise wie das Gaumenorgan die übrigen inneren Geschmacksorgane bei den einzelnen Insektenordnungen durchnehmen. Sie kommen an verschiedenen Stellen vor, deren hauptsächlichste die Basis der Unterlippe oder der Zunge ist. Besonders die Hymenopteren sind es, die hier fast regelmässig eine Gruppe von Geschmackskegeln besitzen (Fig. 88). Letztere weichen im Bau von denjenigen des Gaumens nicht ab.

Als ein besonders schönes und leicht zu untersuchendes Beispiel von inneren Schmeckorganen kann ich die sehr voluminöse Zunge von *Aeschna cyanea* nennen, welche ich zum Zweke der Untersuchung in eine obere und untere Hälfte spaltete. Fig. 89 stellt diese Zunge von oben gesehen dar. Die grösste Fläche derselben ist mit nicht dichtstehenden langen dünnen Haaren besetzt. An der Zungenbasis zu beiden Seiten findet sich je eine Gruppe von Geschmackskegeln, welche in dem glashellen Chitin der Zunge sofort durch die Zone dunkelbraunen Chitins auffallen, welches die Grube und den zugehörigen Porenkanal umgrenzt, ganz ebenso wie am Gaumen von *Aeschna.* Zwischen jenen seitlichen Gruppen von Kegeln stehen noch weitere in Gestalt eines V angeordnet. Der Grund, warum gerade diese Stellen hier Geschmackskegel besitzen, scheint mir durchsichtig zu sein; es ist diejenige Stelle, wo die von der Speise ausgehenden flüssigen Säfte sich notwendig sammeln müssen, da jene Seitenteile der Zungenbasis hier in einem Winkel mit den Wänden der Mundhöhle zusammenstossen. Dieser Winkel ist in ähnlicher Weise für Anlage eines Geschmackorganes disponiert, wie der Ort der *Papilla foliata* der Säugetiere.

An der Zunge von *Vespa vulgaris* stehen die ziemlich zahlreichen Grubenkegel in der Mitte des Zungengrundes, in einer seichten Vertiefung; sie sind auf Fig. 88 angedeutet, ebenso die von Will als Geschmackshaare gedeuteten Mitteldinge zwischen Haar und Kegel, welche an der Spitze der Zunge und der Nebenzungen stehen. Vielleicht sind diese Organe Wechselsinnesorgane des Geruchs-, Geschmacks- und Tastsinnes.

Äussere Schmeckorgane.

Die äusseren Geschmacksorgane, welche also ausserhalb der eigentlichen Mundhöhle liegen, bieten eine viel grössere Mannigfaltigkeit in ihrer Gestaltung, und sind an verschiedenen Stellen zu finden.

Zunächst gehören hieher die Grubenkegel der Dytiscidentaster, da erstens das Experiment Schmeckvermögen in den Tastern nachweist und zweitens diese Grubenkegel denjenigen im Munde sehr ähnlich gebaut sind.

Vielleicht existieren auch an den Tastern vieler Landkäfer Organe, welche dem Geschmackssinne dienen, doch ist dies nicht erwiesen. Bei denjenigen Käfern und andern Insekten, welche ihre Taster in den Speisebrei oder die zu leckende Flüssigkeit eintauchen, ist es nicht unwahrscheinlich,

dass die Kegel am Ende der Taster Wechselsinnesorgane des mechanischen und chemischen (Geruch, Geschmack) Sinnes seien. Ausser den Käfern können hier manche Orthopteren, Pseudoneuropteren und Neuropteren in Betracht kommen.

Zweifellos ist das Vorkommen sogar von recht zahlreichen Geschmackskegeln an der Unterlippe (Zunge) bei verschiedenen Ordnungen, besonders bei Insekten mit leckenden Mundteilen. So kennen wir u. a. durch Forel und Will bei Hymenopteren zweifellose Geschmackskegel an der Spitze der Zunge und Nebenzungen. Auch an den rüsselartig verlängerten Mundteilen der Apiden fehlen sie nicht, worauf Leydig hingewiesen hat. In der Fig. 88, Zunge und Nebenzungen von *Vespa vulgaris*, sind auch die Kegel der Zungenspitze in gewöhnlicher Weise markiert, welche schon äussere Schmeckorgane genannt werden müssen.

Auch bei kauenden Insekten (Orthopteren) finden sich häufig Geschmackskegel auf der Unterlippe und an der Basis der Unterlippentaster.

Zu besonderer Ausbildung gelangen die äusseren Geschmacksorgane an den rüsselförmigen Mundteilen der Lepidopteren, Dipteren und Rhynchoten. Bei diesen drei Ordnungen weichen sie nun aber beträchtlich von dem sonstigen Typus eines kleinen eingesenkten Grubenkegels ab, wie ich glaube, wohl deshalb, weil sie hier zugleich als Tastorgane mit zu dienen haben. Auch möchte ich für die oben besprochenen Zäpfchen an den Schmetterlingsrüsseln die Schmeckfunktion wegen mangelnden experimentellen Beweises nicht mit voller Bestimmtheit behaupten. Sie könnten reine Tastorgane oder Wechselsinnesorgane des Tast- und Geruchssinnes sein.

Die Nervenendorgane am Fliegenrüssel, deren Kenntnis wir vor allen Kräpelin (162) verdanken, dürfen mit viel grösserer Sicherheit als Schmeckwerkzeuge bezeichnet werden, da ihr Bau wenig von dem der sonstigen Schmeckorgane abweicht. Die Kegel sind hier ganz kurz.

Ich habe schon früher (216 pg. 39) die Vermutung ausgesprochen, dass die Rüssel der Fliegen auch die Fähigkeit des Riechtastens besitzen, und als die hierbei thätigen Organe möchte ich die sonst als Geschmacksorgane wirkenden betrachten. Diese wären somit Wechselsinnesorgane des Geruchs und Geschmacks, während sie ihrer geringen Prominenz wegen zum Tasten kaum kommen dürften. Bestimmend für diese Auffassung ist mir die an der Stubenfliege oft zu machende Beobachtung, dass die Fliege, auf einem Gegenstande dahingehend, ihren Rüssel ganz dicht über dem Boden hinbewegt und diesen häufig mit dem Rüssel berührt. Dabei wird sie unzweifelhaft tasten, oft auch ein kleines uns nicht sichtbares Partikelchen aufnehmen, wobei der Geschmack in Thätigkeit kommen kann. Ausserdem habe ich aber den Eindruck, als ob sie sich über den Boden, auf dem sie hingeht, und über das, was sich auf demselben befindet, ausser durch den Gesichtssinn noch durch den Geruchssinn orientieren will. Zur Gewissheit wurde mir diese Vermutung durch folgende neuerdings gemachte Beobachtung: Einigen Exemplaren von *Calliphora vomitoria* hatte ich die Fühler genommen und sie in Einzelhaft in Gläser gebracht. Wenn sich in diesen Gläsern linsengrosse Stückchen kristallinisch erstarrten Honigs befanden, dauerte es nur wenige Minuten, bis man die Fliege am Honig saugend fand. Nie sah ich die Fliege direkt auf den Honig zueilen. Dagegen kam sie beim Umherlaufen im Glase in die unmittelbare Nähe des Honigs, oder lief auch wohl über denselben hinweg. Da es grosse, hochbeinige Tiere waren, konnte ich genau beobachten, dass von einer Berührung des Honigs mit dem Rüssel, welcher stets hinaufgeschlagen blieb, nicht die Rede war. Sowie aber die Fliege über oder neben dem Honig sich befand, liess sie sofort ihren Rüssel herab und fand dann sofort den Honig. Dies geschah auch, wenn der Honig in kaum sichtbarer Menge aufs Glas gestrichen war, geschah auch, wenn der Honig mit Staub bedeckt war, geschah aber nicht, wenn statt des Honigs ein gleichgrosses

Stückchen Kork ins Glas gelegt wurde, selbst dann nicht, wenn eine solche fühlerlose Fliege Honig soeben gekostet hatte und nun auf der Suche nach demselben war. Leicht hätte ihr dann der Gesichtssinn oder Tastsinn der Beine in dem Korkstückchen das vermisste gleich grosse Honigklümpchen vortäuschen können.

Ich halte es durch Forel's Versuche für vollständig erwiesen, dass die Entfernung der Fühler die Fähigkeit des Riechens auf grössere Entfernung aufhebt, um so mehr, da ich mich überzeugt habe, wie wenig gerade bei *Calliphora* das Gesamtbefinden und das Benehmen durch diese Operation beinträchtigt wird. Ich halte es aber auch für sicher, dass die Fühleramputation die Fähigkeit des Riechtastens nicht nimmt, und dass eine solche vorhanden ist und benützt wird.

Sehr verschieden von dem Benehmen fühlerloser Fliegen ist dasjenige geblendeter. Ich schnitt einigen Schmeissfliegen mit scharfem Messer beide Facettenaugen ab. Die Folge war, dass die Fliegen langsam und vorsichtig gingen und fast stets den Rüssel ausgestreckt hielten, damit den Boden betastend. Im Wege befindlichen Honig fanden sie dabei natürlich leicht.

Über die letzte uns noch übrig bleibende Ordnung der Insekten, die Rhynchoten, habe ich schon oben berichtet, dass sie äussere Schmeckorgane an der Rüsselspitze besitzen und dieselben abgebildet.

Spinnen und Tausendfüsse.

Da ich mit diesen beiden Arthropodenklassen mich weniger eingehend beschäftigt habe, verzichte ich auf Mitteilung meiner Versuche und will nur folgendes bemerken:

Den von mir untersuchten Spinnenarten *(Epeira, Meta, Tegenaria)* glaube ich jegliches feinere Riechvermögen absprechen zu dürfen, auch habe ich keine als Riechwerkzeuge zu deutenden Organe gefunden. Den Geschmackssinn habe ich nicht geprüft, auch mutmassliche Geschmacksorgane nicht gefunden.

Unter den Myriapoden besitzen die Chilognaten zweifellos, die Chilopoden wahrscheinlich ihr Hauptriechorgan in den Fühlern. Bei ersteren sind Riechorgane die von Leydig (183) und Sazepin (275) beschriebenen Zapfen an den letzten Antennengliedern, Geschmacksorgane wahrscheinlich die von vom Rath (253) beschriebenen Organe an der Unterlippe.

Crustaceen.

Die Landasseln.

(Oniscus murarius, Porcellio scaber, Armadillo vulgaris).

Diese drei Vertreter der auf dem Lande lebenden Isopoden zeigten in allem, was sich an ihnen beobachten liess, so grosse Übereinstimmung, dass sie hier gemeinsam besprochen werden können.

In der Litteratur finde ich keine Angaben über Äusserungen des Geruchs- und Geschmackssinnes bei diesen Tieren, ebensowenig über die mutmasslichen Organe dieser Sinne.

Bei allen drei genannten Gattungen habe ich den Eindruck erhalten, dass das Riechvermögen bei ihnen äusserst schwach entwickelt sein muss. Mehr als bei anderen an der Luft lebenden Arthropoden (ausgenommen die Spinnen) wäre man bei diesen Asseln berechtigt, zu sagen, der Geruchssinn fehle ihnen gänzlich. Auch spricht die Lebensweise dieser Tiere, soweit wir sie kennen, nicht eben für feine Entwicklung des Riechvermögens. Ich weiss kein Beispiel für Bethätigung dieses Sinnes anzuführen.

Stoffe, welche die Asseln durch ihren Geruch anlocken, kenne ich nicht. Alle drei Arten zeigten sich, obgleich sie im übrigen, anderen Reizen gegenüber, keineswegs stumpfsinnig sind, selbst gegen die stärksten Riechstoffe unempfindlich; und wie ich im allgemeinen Teile ausgeführt habe, scheint mir das eigentliche Riechvermögen meistens mit der Empfindlichkeit gegen stark riechende Stoffe annähernd parallel zu gehen.

Einen dem Tiere in den Weg gesetzten Tropfen Nelkenöl oder Benzol und dergl. umgeht dasselbe nicht, sondern es gerät mit seinen fortwährend tastenden Fühlern (äusseren Antennen) meistens blindlings in den Tropfen hinein und schreckt nun heftig zurück.

Dass nicht allgemeine Stumpfsinnigkeit die Ursache dieses Verhaltens ist, erkennt man an dem Benehmen desselben Tieres gegen Temperaturreize. In dieser Hinsicht besteht sogar eine recht hochgradige Empfindlichkeit: Einem Glasstabe, der so mässig erwärmt war, dass man ihn bequem anfassen konnte, wichen die (unverletzten) Tiere in 1—2 cm Abstand schon aus, und vermieden sorgfältig jede Berührung mit ihm. Waren dagegen die äusseren Antennen abgeschnitten, so wichen die so verstümmelten Asseln dem warmen Gegenstande nicht aus, sondern stiessen mit dem Kopfe daran an, wie es unverletzte Tiere bei Glasstäben von Lufttemperatur machen.

Gegen Geruchsreize verhielten sich die fühlerlosen Individuen, wie vorauszusehen, ganz wie die unverletzen, d. h. sie wurden nicht in sichtbarer Weise beeinflusst.

An den Kiemenblättchen am Hinterende waren Riechreize ebenfalls wirkungslos, und die abstossende Wirkung strahlender Wärme lange nicht so deutlich wie an den Fühlern. Es scheint somit den Fühlern hier, wie auch bei manchen Insektenklassen, eine besondere Empfindlichkeit für Temperaturunterschiede zuzukommen.

Ich habe versucht festzustellen, ob der lange dünne Zapfen auf dem Fühlerende, mit welchem die Gegenstände direkt berührt und betastet werden, nicht auch etwa Geschmacksempfindungen übermitteln könnte, erhielt jedoch ein negatives Resultat, was mich nach dem Nachweis der Unempfind-

lichkeit gegen gasförmige Reizstoffe (Gerüche) nicht überraschte. Ich richtete es so ein, dass das Tier bei seinem Herumtasten mit den Fühlern deren Spitze in verschiedene Flüssigkeiten eintauchen musste. Tauchte der Fühler in Wasser, so benahm sich die Assel nicht anders, als unter gewöhnlichen Umständen, das Wasser störte sie offenbar gar nicht. Chininbisulfat in Lösung wirkte nicht anders, ebensowenig Chininsulfat in neutraler Lösung; im ersten Augenblicke blieben auch die ätherischen Öle wirkungslos, nach einigen Sekunden schienen sie dann aber doch zu reizen. Toluol dagegen setzte das Tier sofort in die heftigste Aufregung.

Da Chinin und andere für Menschen und Tiere stark schmeckende Stoffe die Fühlerspitzen nicht reizen, sondern nur die Öle und benzolartigen Stoffe, welche sehr eingreifende Veränderungen durch das Chitin hindurch bewirken, halte ich die Existenz eines Schmeckvermögens an den Fühlerspitzen für ausgeschlossen.

Schmeckvermögen und Geschmacksorgan im Munde wird hier so wenig wie anderwärts fehlen, doch ist es mir nicht möglich gewesen, Versuche in dieser Hinsicht anzustellen, da ich meine gefangenen Asseln nicht zum Fressen bringen konnte.

In Fig. 90 habe ich die Antennenspitze eines ganz jungen *Oniscus murarius*, der Bruttasche der Mutter entnommen und mit Hämatoxylin gefärbt, gezeichnet. Die Antenne läuft in eine dünne Röhre aus, aus welcher ein Pinsel von glänzenden starren Fäden hervorragt. Auf die eigentümliche Übereinstimmung dieses Organes mit meinem Befunde bei Landamphipoden kommc ich unten zu sprechen.

Die Dekapoden.

Bei diesen echten Wassertieren spreche ich auch, wie bei den übrigen Wassertieren nur von Schmeckvermögen und Geschmacksorganen, vermeide die Bezeichnung Riechorgane. Diese Auffassung scheint neuerdings entschiedener als früher ihre Vertreter finden zu sollen. So sprechen sich E. Jourdan und O. vom Rath in diesem Sinne aus. Ersterer zieht alles, was man bisher als Riechorgane bei Krebsen bezeichnete, in die Besprechung der Geschmacksorgane hinein, vom Rath findet die Bezeichnung Geruch oder Geschmack bei diesen Tieren der Willkür des einzelnen überlassen.

Dass die Crustaceen einen chemischen Sinn besitzen — mag man ihn nun Geschmack oder Geruch nennen —, bezweifelt niemand. Dass er sehr fein entwickelt sei, kann man in wissenschaftlichen und populären Schriften oft lesen, gewöhnlich mit der Bemerkung, dass das allbekannt sei. Nirgends finde ich aber einen Beweis für diese Behauptung. Höchstens wird angegeben, dass „wie bekannt" die Krebse den Köder auf grosse Entfernung wittern. Als Beweis für das feine Witterungsvermögen der Flusskrebse kann wohl angeführt werden, dass die Fischer die Krebse mit fauler Leber ködern sollen, die mit Leinöl oder Spiköl *(Oleum Spicae)* getränkt ist. Doch scheint mir der Beweis zu fehlen, dass dabei die faule Leber, das Leinöl und Spiköl auch wirklich nötig sind. Namentlich die Öle sind mir etwas verdächtig. Ich will keinen Wert darauf legen, dass, wenn ich Wasser mit einer Spur Spiköl geschüttelt, in die Nähe des Kopfes von Flusskrebsen brachte, oder Fleischstücke damit tränkte, die Tiere dadurch eher abgestossen als angezogen wurden. Entscheidender scheint mir die Überlegung, dass diese Öle auf weitere Entfernung hin gar keine Wirkung haben können; kommt ein ölgetränkter Gegenstand ins Wasser, so löst sich die demselben oberflächlich anhaftende Ölschicht sofort ab und steigt rasch an die Oberfläche des Wassers empor. Ein anderer Teil des ätherischen Öles wird in dem Leberstück und an dessen Oberfläche zurückgehalten, ist aber eben dadurch nicht

im stande, weiterhin zu wirken, denn eine erregende Wirkung auf Tiere kann doch nur eintreten, wenn das Öl in Substanz zum Tiere hingelangt. Eine Fernwirkung giebt es nicht. Nun scheint ja allerdings ein kleiner Bruchteil der Öle im Wasser sich zu lösen, aber wie ich im allgemeinen Teile ausführlich erörtert habe, wird auch damit noch nicht wahrscheinlicher, dass der Geschmack bezw. Geruch des Öles die Krebse anlocken kann. Es wäre daran zu denken, dass die Öle die Bedeutung haben könnten, dass sie die Leber konservieren, indem sie ihren Zerfall durch Quellung verzögern. Dazu würde sich aber jedes ätherische Öl eignen, und sein Geruch ist dabei unwesentlich.

Dass faule Leber ein besserer Köder sein soll, als frische, ist leichter verständlich, weil erstere, wie faule tierische Stoffe überhaupt, mehr wasserlösliche und dabei stark schmeckende („pikante") Substanzen enthält. Wie ich mir den Einfluss derselben auf das Auffinden und Erkennen der Nahrung denke, brauche ich hier nicht zu wiederholen, vergl. oben pg. 63 ff.

Durch meine Überlegungen und Versuche bin ich zu der Ansicht geführt worden, dass die Bedeutung des chemischen Sinnes für die Wassercrustaceen verhältnismässig nicht gross ist, wenigstens was das Aufsuchen der Nahrungsstoffe betrifft. Relativ gross dagegen dürfte die sexuelle Bedeutung des chemischen Sinnes sein, welche sich indessen der Beobachtung und besonders der experimentellen Prüfung leider zu sehr entzieht, als dass ein bestimmteres Urteil möglich wäre. Die Bedeutung des chemischen Sinnes für Prüfung der Nahrung während des Fressens ist, wie mir scheint, bei den einzelnen Familien sehr ungleich stark ausgebildet, sie scheint gross zu sein bei den grösseren, besonders unter den vom Raube lebenden Krebsen, den Dekapoden, gering dagegen bei den kleinen Arten, welche ganz oder vorzugsweise von Algen nnd Infusorien leben, welche sie unzerstückelt verschlucken.

Versuche mit fast allen Krebsarten sind nur schwer mit Erfolg anzustellen, noch schwieriger ist die Deutung der Resultate. Die Reaktion auf chemische Reize fehlt nämlich oft ganz, oder ist schwach und unsicher. Bei trägen Formen wie *Astacus* und *Asellus* kann man im Zweifel sein, ob das Ausbleiben der Reaktion Folge mangelhafter Ausrüstung mit Sinnesorganen ist, oder durch allgemein phlegmatisches Temperament der Tiere bedingt wird. Bei lebhaften Formen, *Gammarus, Niphargus*, *Pagurus* sind andere, nicht beabsichtigte Reize zu schwer auszuschliessen. Es ist daher immer eine grosse Zahl von Versuchen nötig, um einen einigermassen sicheren Schluss ziehen zu lassen. Sehr auffallend ist hierin der Unterschied gegen die meisten Insekten, Mollusken und Würmer, welche auf Reize, die einmal bei ihnen Reaktion hervorriefen, fast stets mit reflexartiger Sicherheit wieder antworten.

Pagurus striatus.

Die Versuche an diesem Krebse wurden in Neapel in der zoologischen Station ausgeführt. Die Einsiedlerkrebse befanden sich unter günstigen Verhältnissen in strömendem Wasser. Da die Einsiedlerkrebse als gierige Räuber leicht zum Fressen zu bringen sind, beschränkte ich meine Versuche darauf festzustellen, in wie weit die inneren Antennen (=Antennulae) für die Erkennung der Nahrung von Bedeutung sind, und liess meiner engbemessenen Zeit wegen Versuche mit anderweitiger Reizung des Geschmackssinnes bei Seite.

Mit vielen anderen Krebsen teilt *Pagurus* die Eigenschaft, die Antennulae in lebhafte Bewegung zu bringen, sobald er Nahrung wittert, aber auch zuweilen bei anderweitiger Erregung aus unbekannter Ursache.

Nachdem ich eine Anzahl Paguren an das Gefäss, worin sie gehalten wurden, sich hatte ge-

wöhnen lassen, und mich überzeugt hatte, dass sie vorgelegtes Fischfleisch gierig frassen, schnitt ich zwei Exemplaren die inneren Antennen ab, einem anderen die Augen, durch einen Schnitt, welcher den Augenstiel quer durchtrennte. Es war nun interessant, das Verhalten der einzelnen Tiere bei Darreichung von Nahrung zu beobachten.

Der geblendete Einsiedlerkrebs geriet, wenn Fleisch in seine Nähe gebracht wurde, in ungewöhnlich lebhafte Erregung, welche sich namentlich durch Bewegung der Antennulae nach allen Seiten ausdrückte. Er fand jedoch das Fleisch nicht, auch wenn es ihm nahe war. Öfters griff er mit den Scheeren vor sich ins Leere; wurde ihm nun das Fleischstück bis zur Berührung zugeschoben, so ergriff er es und frass.

Einer der Paguren, dem die Antennulae fehlten, war zum Fressen nicht zu bewegen. Der andere, der schon etwas früher operiert war, frass öfters; stets that er dies, wenn das Fleisch mit seinem vorderen Körperende in Berührung gebracht wurde. Am wichtigsten scheint es mir, dass dieses Tier ohne „Riechfühler“ sich zu wiederholten Malen auf das in 10 cm Abstand von ihm ins Wasser geworfene Fleischstückchen förmlich stürzte, um es sofort zu ergreifen und zu verzehren. Hiebei war entschieden der Gesichtssinn der leitende Sinn.

Die Zahl der von mir zu den Versuchen benützten Tiere war viel zu klein, um bestimmte, sichere Folgerungen zu gestatten. Meine Folgerungen tragen daher nur den Charakter von Vermutungen, welche hoffentlich durch Andere oder mich einmal nachgeprüft und ergänzt werden können.

Mir scheint, dass der verlorene Gesichtssin im Aufsuchen der Nahrung bei diesen Tieren durch den chemischen Sinn nicht ersetzt werden kann. Mir scheint ferner, dass der chemische Sinn, speziell sein mutmassliches Organ in den inneren Antennen, zur Wahrnehmung und Auffindung der Nahrung nicht unentbehrlich ist. Mir scheint endlich durch die Entfernung der inneren Antennen das Schmeckvermögen nicht aufgehoben zu sein, sondern es wird noch ein weiteres Schmeckorgan ausser diesen bestehen, wahrscheinlich an den Mundteilen, oder im Munde selbst, als „inneres Schmeckorgan“. Ein solches wird, nach anatomischen Untersuchungen, von O. vom Rath freilich geleugnet, und auch ich konnte es bei keinem Krebse auffinden. Gleichwohl glaube ich, dass die Annahme eines solchen Schmeckorganes kaum umgangen werden kann. Es wird nämlich offenbar durch Amputation der Antennulae die dritte Phase des Schmeckens (s. o. pg. 64) nicht unterdrückt, der Krebs unterscheidet auch in dieser Verstümmelung das Fleisch vom geschmacklosen Surrogat; er muss also, da er letzteres verschmäht, den Geschmack des ersteren bemerken.

Wenn ich einerseits annehmen möchte, dass die Antennulae nicht die einzigen chemischen Sinnesorgane sind, so stimme ich andererseits darin mit wohl allen Beobachtern überein, dass diese Organe doch dem chemischen Sinne dienen. Freilich fehlt hier, sowohl bei *Pagurus*, wie bei jedem anderen Krebse der strenge Beweis für die Schmeckthätigkeit der Antennulae, aber was von Anderen immer für die Verlegung des chemischen Sinnes in diese Teile angeführt wird, die charakteristische Bewegungsart derselben, spricht auch für mich, wie für jeden, der das Verhalten des *Pagurus* (und mancher anderer Krebse) gegen vorgelegte Nahrung zu beobachten Gelegenheit hatte, sehr entschieden für jene Annahme. Einige weitere Anhaltspunkte glaube ich weiter unten neu hinzufügen zu können. Der exakte Beweis ist darum so schwer zu erbringen, weil, wie ich wahrscheinlich gemacht zu haben glaube, die Antennulae jedenfalls nicht der dritten, sondern der zweiten und besonders der ersten Phase des Schmeckens dienen, und gerade die letztere der experimentellen Prüfung so schwer zugänglich ist. Ob ein Tier einen geschmacklosen oder schlecht schmeckenden Stoff von einem gut schmeckenden unterscheidet, ist meist leicht zu erkennen. Die erste Phase des Schmeckens (in welcher

der Geschmacksreiz, in der Richtung seines Herkommens noch nicht erkennbar, das Tier zum Suchen anregt und seine Fressbegier wachruft) ist naturgemäss in kleinen Aquarien gar nicht, selbst in grossen nur unvollkommen zu prüfen, da hiebei Vorbedingung ist, dass der Krebs nicht gleich die Nahrung sieht, und überhaupt ihr von Anfang an nicht zu nahe ist. Dass ich der zweiten Phase beim Schmecken eine noch geringere Bedeutung zuschreibe, als beim Riechen an der Luft, habe ich oben erwähnt; speziell für *Pagurus* reicht offenbar der Raum, den der Gesichtssinn beherrscht, viel weiter, als derjenige, in dem sich die zweite Phase des Schmeckens abspielen könnte. Ehe es dazu kommt, dass der Krebs aus Intensitätszunahme des von der Nahrung ausgehenden Geschmackes bemerkt, dass diese ihm, oder er ihr näher kommt, wonach er die Richtung, in welcher jenes Objekt seiner Aufmerksamkeit sich befindet, erkennen kann, wird er in den meisten Fällen dem Objekt so nahe gekommen sein, dass er es sehen kann.

Gar kein Urteil konnte ich mir über die sexuelle Bedeutung des chemischen Sinnes bei *Pagurus*, wie bei anderen *Dekapoden* bilden. An Beobachtungen in dieser Richtung fehlt es gänzlich, und auch die anatomische Untersuchung kommt hier nicht zu Hilfe, indem merkbare sexuelle Unterschiede in Beziehung auf die Organe des chemischen Sinnes nicht bekannnt sind.

Astacus fluviatilis.

Im Sommer 1890 experimentierte ich mit etwa 20 Flusskrebsen, welche in einem grösseren Aquarium mit fliessendem Wasser gehalten wurden. Sie zeigten sich alle gegen chemische Reize äusserst unempfindlich, zum Fressen in meiner Gegenwart war keiner zu bringen. Nicht einmal Rückzugsbewegungen konnte ich durch chemische Reizungen mässiger Stärke erzielen. Nur wenn ich eine beträchtliche Menge Alkohol in die Gegend seines Kopfes zuströmen liess, floh der Krebs; zu Schlüssen über Schmeckvermögen war dies natürlich nicht zu brauchen. Wohl infolge der Nahrungsverweigerung starben diese Krebse sämtlich in wenigen Wochen.

Durchaus anders verhielten sich 10—12 Krebse, welche mir im Sommer 1891 zu Versuchen dienten. Dieselben gewöhnten sich gut an den Aufenthalt im Aquarium und haben wahrscheinlich bei Nacht öfters Nahrung aufgenommen. Bei ihnen waren deutliche Reaktionen auf allerlei schmeckende Stoffe nachzuweisen.

Die Tiere befanden sich in einem Aquarium mit fliessendem Wasser an einer stark verdunkelten Stelle des Zimmers, so dass die Verhältnisse sich den natürlichen nach Möglichkeit näherten. Es wurde nun ein kleines Stück des stark riechenden und an löslichen Stoffen reichen sog. Limburger Käses ins Wasser geworfen. Diejenigen Krebse, zu welchen die Extrativstoffe hinströmten, wurden unruhig, bewegten die inneren und äusseren Antennen schwach, dagegen auffallend lebhaft die Taster des ersten und zweiten Kieferfusses. Die Bewegung dieser Taster ist derjenigen der inneren Antennen von *Carcinus* und *Pagurus* so ähnlich, dass zunächst der Gedanke entstehen muss, sie seien funktionell gleichwertig, d. h. Geschmacksorgane wie jene. Hier ist nun aber einmal ein Fall, wo die mikroskopische Untersuchung von entscheidender Bedeutung ist, indem man an jenen Tastern, unter dem Mikroskope betrachtet, mit Sicherheit erkennt, dass die an ihnen befindlichen Haare, nach allem, was man über die Sinneshaare der Arthropoden weiss, keine Geschmacksorgane sein können. Sie tragen deutlich den Typus von mechanisch wirkenden Haaren oder allenfalls von Tasthaaren. Die Haare sind fein gefiedert, scheinen auch einen Innenraum zu enthalten, welcher keinen chitinösen, sondern andersgearteten Inhalt birgt, welcher sich aber nicht durch die Basis des Haares hindurch fortsetzt. Die

Basis des Haares ist also massiv, ohne centrale Durchbohrung und es tritt demgemäss kein Nerv, kein Fortsatz einer Nervenzelle ins Haar ein. Damit scheint mir ausgeschlossen, dass diese Haare Geschmacksorgane sein könnten. Ihre Form weist darauf hin, dass sie bestimmt sind, dem Wasser einen ziemlich grossen Widerstand durch ihre federartig verbreiterte Fläche zu bieten. Sie könnten also, wenn durch Wasserströmung getroffen und passiv bewegt, Tastempfindung, genauer Empfindung von Wasserströmung vermitteln; sie können aber auch, und das scheint mir wahrscheinlicher, bei aktiver, durch Muskelkraft bedingter Bewegung des Tasters dazu dienen, dessen Oberfläche zu vergrössern, um eine Wasserströmung selbst zu erzeugen.

Vielleicht stehen sie aber doch in einer indirekten Beziehung zum Geschmackssinne, indem sie eine Strömung des Wassers zu den Geschmacksorganen bewirken. Doch scheint mir hiefür ihre Lage nicht recht zu passen. Übrigens blieb bei allen anderen chemischen Reizungen die Bewegung dieser Taster aus.

Die Tiere blieben dem Käse gegenüber entschieden nicht gleichgiltig, sie bewegten sich auf ihn zu, betasteten ihn mit den Beinen, verliessen ihn aber stets, ohne daran gefressen zu haben.

Auch beim Flusskrebs habe ich die schon wiederholt angeführte Methode zur Anwendung gebracht, dass ich aus einer fein ausgezogenen Glaspipette Lösungen schmeckbarer Stoffe in der Nähe des Tieres ausströmen liess. Nur graduell verschieden wirkten die Lösungen von Saccharin, Pikrinsäure, Chininbisulfat, Kaliumbichromat, Zucker. Auffallend stark wirksam war das Saccharin. Floss eine dieser Lösungen in kleiner Quantität in die Nähe des Kopfes, so wurden die inneren Antennen, besonders ihr oberer (längerer) Ast, mehrmals hintereinander durch's Wasser bewegt, in einer Weise, wie das die Krebse spontan nie thun. Diese Bewegungen dauerten, immer mit kleinen Pausen, so lange fort, bis die Lösungen sich zu sehr verteilt hatten, um noch zu reizen. Häufig wurden dabei die Tiere unruhig und verliessen ihren Platz vor- oder rückwärts, ohne deutliche Zeichen von Lust oder Unlust zu geben.

Abweichend von der Wirkung der genannten Lösungen war der Erfolg bei verdünnter Salzsäure 1 : 50 und 1 : 100, und bei Wasser, welches mit einem Tropfen Lavendelöl geschüttelt und dann vorsichtlich vom Öle abgezogen war. Zuerst folgten auch hier die prüfenden Schläge der Antennen durch's Wasser, dann aber wurden diese unter den Kopf versteckt. War die Reizung verhältnismässig schwach (Lavendelwasser), so blieb es bei dieser Reaktion, war sie stärker (Salzsäure), so wischte das Tier mit Kieferfüssen und Beinen die inneren Antennen wiederholt ab, dann die Antennen, und, was sehr merkwürdig ist, aber regelmässig beobachtet wurde, die Augen. Nach einiger Zeit kamen die inneren Antennen gewissermassen prüfend wieder zum Vorschein und je nachdem der Reizstoff sich schon genügend verteilt hatte, oder nicht, blieben sie oben oder wurden von neuem versteckt. Wenn, was sehr häufig der Fall ist, ein grosser Teil der äusseren Antennen fehlte, störte das die Reaktionsfähigkeit und Empfindlichkeit durchaus nicht.

Ich glaube, man wird nicht fehl gehen, wenn man die beschriebenen Reaktionen von *Astacus* so deutet, dass das Lavendelwasser und die Salzsäure in den inneren Antennen eine heftige, unangenehme, dem Schmerz vergleichbare Empfindung erregt, die erstgenannten Stoffe dagegen in jenen Teilen ebenfalls eine Empfindung anregen, welche aber nicht schmerzhaft ist, vielleicht nicht einmal unangenehm. Die Bewegung der Antenne zeigt nur an, dass die Gegenwart der zugeführten Lösung bemerkt worden ist, und dient wahrscheinlich dazu, die Empfindung zu verstärken, um sie deutlicher zu erkennen. Der Beweis dafür, dass die inneren Antennen die Stelle der Perzeption des Reizes darstellen, ist mit den mitgeteilten Versuchen nicht erbracht, doch scheint mir, wie schon oben bei

Pagurus bemerkt, die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme gross zu sein, da bei den verschiedensten Krebsarten alles auf die inneren Antennen und ihre blassen Kolben und Fäden als die Schmeckorgane hinweist.

Eigene anatomische Untersuchungen über diese Sinnesorgane habe ich nicht mitzuteilen, ich muss in dieser Hinsicht auf die verschiedenen Arbeiten verweisen, welche den Gegenstand mehr oder weniger ausführlich behandeln (Leydig, Kräpelin u. A.)

Carcinus maenas.

Strandkrabben in grösserer Anzahl konnte ich zu Versuchen während vorübergehenden Aufenthalts auf den Inseln Norderney und Sylt verwenden. Was ich beobachtete, war folgendes: Wenn man ein Stück Fleisch in etwa 1 cm Abstand vor dem Kopfe des Tieres vorbeibewegt, geraten die für gewöhnlich ruhig gehaltenen kleineren inneren Antennen sofort in heftige vibrierende Bewegung. Die Krabbe greift aber nie nach dem Fleische. Wird das Fleischstück soweit genähert, dass die Antennen dasselbe berühren können, so betasten sie das Fleisch rasch und lebhaft. Nur dann, wenn die Mundteile direkt berührt werden, greift das Tier mit den Scheeren nach dem Fleische und kaut daran. Dies ist indessen kein Zeichen von Schmeckvermögen der Mundteile, denn das Verhalten ist nicht anders, wenn man sie mit geschmacklosen Stoffen berührt. Liess ich Glycerin über die kauenden Mundteile fliessen, so stiess die Krabbe sofort heftig das Fleischstück von dem Munde fort. Die äusseren Antennen werden durch Glycerin nicht beeinflusst, die inneren dagegen, seiner Einwirkung ausgesetzt, werden alsbald unter dem Kopfe versteckt. Auf die Mundteile ist ein flüssiger Reizstoff schwer anzuwenden, weil der Strom des Atemwassers die Stoffe sogleich wegspült. Gelang es aber einmal, einen Tropfen Glycerin über die Mundteile fliessen zu lassen, so machten diese heftige Bewegungen und das Tier ergriff die Flucht.

Auch bei den Krabben sprechen also die Versuche einigermassen für Schmeckvermögen der inneren Antennen, machen es aber auch hier wahrscheinlich, dass die Mundteile (Kieferfüsse) Sitz eines weiteren Schmeckorganes sind. Die äusseren Antennen sind hier wie bei *Astacus* und *Pagurus* keine Schmeckwerkzeuge. Abweichend von den beiden anderen genannten Krebsarten zeigt sich die Strandkrabbe darin, dass sie, wie erwähnt, mit ihren inneren Antennen ganz entschieden tastet, wenn der Gegenstand ihrer Aufmerksamkeit dem Kopfe genügend nahe ist. Diese Kopfanhänge dienen also sowohl dem mechanischen wie dem chemischen Sinne, und es ist mir wahrscheinlich, dass dabei dieselben Hautsinnesorgane, die blassen Fäden, in beiden Fällen die Perzeptionsorgane darstellen. Sie wären dann Wechselsinnesorgane. Natürlich ist nicht erwiesen, dass nicht die blassen Fäden dem chemischen Sinne allein dienen und für den mechanischen Sinn (Tastsinn) besondere Organe in Wirksamkeit treten; auch fehlt es an eigentlichen Tasthaaren an der inneren Antenne nicht. Jedoch werden beim Tasten mit der Antenne die blassen Fäden von der Berührung sicher mitgetroffen und dass sie auf diese mechanische Erregung nicht mit Empfindung reagieren sollten, scheint mir zweifelhaft.

Inwieweit die Krabben sich vom chemischen Sinne leiten lassen, ist schwer festzustellen; aus der Art und Weise, wie sie von den Anwohnern der Nordsee gefangen werden, besonders von den Badegästen der friesischen Inseln, ergiebt sich keine Aufklärung in dieser Frage. Ich habe gesehen, wie sich auf dem Wattenmeer zwischen der Insel Sylt und dem Festlande in einer halben Stunde viele Dutzende fangen liessen, indem vom Boot aus auf den Grund (2 – 3 Meter in die Tiefe) Schnüre hinabgelassen wurden, an denen ein Wurm als Köder angebracht war. Das Wasser war sehr trübe, also die Lichtmenge auf dem Grunde sicher gering. Trotzdem hingen nach wenigen Minuten

an jeder Angel immer mehrere Krabben. Dabei wurde immer wieder der gleiche Wurm als Köder hinabgelassen. Da ist es nun offenbar nicht sehr wahrscheinlich, dass der Geschmack die Krabben zum Anbeissen brachte. Denn ein Wurm, der ½ Stunde im Wasser hängt, dabei fortwährend von den anhängenden Krabben gezerrt und gequetscht wird, giebt gewiss nur noch höchst wenig lösliche und schmeckbare Bestandteile von sich, durch welche die Krabbe erregt werden könnte. Trotzdem findet diese den Köder. Kinder habe ich öfters Krabben mit blossen Schnüren, ohne Köder angeln sehen. Nach dem Gesagten glaube ich annehmen zu dürfen, dass bei der beschriebenen Art, die Krabben zu angeln, diese durch Tastsinn und allenfalls den Gesichtssinn zum Anbeissen veranlasst werden, nicht oder mindestens nicht allein durch den Geschmack. Es lässt sich leicht beobachten, dass eine im flachen Wasser sitzende Krabbe jeden nahe vorgehaltenen Gegenstand, besonders wenn er sie berührt, mit ihren Scheeren packt und, wenn er sich gut fassen lässt, eine Weile festhält. Dagegen ist nicht zu bemerken, dass die Krabben einen Köder, der fern von ihnen sich befindet, aufsuchen.

Dass die Krabbe, wenn sie von selbst auf Jagd ausgeht und Nahrung sucht, hiebei den chemischen Sinn zu Hilfe nimmt, ist jedoch mit dem Gesagten nicht bestritten, in einem gewissen Grade ist dies sogar wahrscheinlich. Sie könnte z. B. durch den Geschmackssinn darüber unterrichtet werden, ob unter dem Sande, auf welchem sie sitzt, der morastige Grund sich befindet, den manche Würmerarten als Aufenthaltsort wählen, von denen sie sich nähren könnte. Auch wird sie einen im Sande vergrabenen faulenden Fisch und ähnliches durch ihren chemischen Sinn bemerken Experimenteller Prüfung sind diese Dinge sehr wenig zugänglich.

Amphipoden und Isopoden.

(Asellus, Gammarus, Niphargus.)

Bei keinem dieser Tiere ist es mir gelungen, es durch einen Geschmacksreiz anzulocken, zum Teil aus Unkenntnis der für sie anziehenden Stoffe, zum Teil aber auch wieder deshalb, weil diese kleinen Krustentiere sich sehr wenig vom Geschmackssinne leiten lassen. Ich musste mich daher auf Abstossungsreaktionen beschränken, welche indessen auch nur schwierig zu erzielen sind; die bei grossen Tieren (wie *Astacus*) angewandten Methoden sind hier nicht zu brauchen, da, wenn man aus einer Pipette Flüssigkeit zuströmen lässt, die mechanische Wirkung der strömenden Flüssigkeit auf die kleinen Teile der zartgebauten Tiere von der chemischen Reizwirkung zu schwer zu trennen sind. Schliesslich fand ich folgenden Weg erfolgreich: Ich legte kleine Kristalle einer löslichen Substanz auf den Boden des Glasgefässes in dem die Tiere sich befanden, und näherte sie dann unter Wasser mit einer Nadel vorsichtig dem Kopfe des zu untersuchenden Individuums bis auf wenige Millimeter. Besonders geeignet sind gefärbte Kristalle, deren Diffusion im Wasser deutlich sichtbar ist (Pikrinsäure, Kaliumbichromat). Indessen geht es auch bei farblosen Salzen gut an; natürlich muss dabei das Wasser frei von Strömung sein. Zweckmässiger fand ich langsam sich lösende Stoffe, wie Chlorbaryum und Pikrinsäure, während Kaliumbichromat etwas zu rasch sich löst, ebenso Saccharin.

In dem Augenblicke, in welchem man sieht, dass die lösliche Substanz auf dem Wege der Diffusion zum Kopfe des Tieres gelangt ist, gehen Asellus cavaticus und Niphargus rückwärts, oder schnellen sich lebhaft in die Höhe. Gammarus ist für diese Versuche zu unruhig, ich erhielt bei ihm keine Resultate. Sicher ist aber, dass Asellus aquaticus viel weniger chemisch reizbar ist, als sein blinder Verwandter aus tiefem Brunnen (Asellus cavaticus);

dabei ist er im übrigen Verhalten eigentlich lebhafter. Ersteren sah ich häufig über einen Chlorbaryumkristall hinwegkriechen, auch auf einem solchen sitzen bleiben; die pigmentlose Form thut das nie, kehrt vielmehr stets um. Dass dies Verhalten bei Asellus cavaticus auf chemischer Reizung beruht, erkannte ich daran, dass er vor ähnlich geformten Glasstücken nie rückwärts entwich. Er kletterte ruhig hinüber.

Abschneiden der langen Antennen ändert am Benehmen des Tieres in dieser Beziehung nichts, die kurzen konnte ich nicht ohne sonstige Schädigung des Tieres entfernen.

Auch Copepoden, Daphniden, Ostracoden zeigen Äusserungen von Schmeckvermögen, indem sie diejenigen Teile ihres Wasserbehälters vermeiden, welchen schmeckbare Stoffe beigemischt sind.

Seit langem nimmt man nach Leydig's Vorgange an, die Organe dieses Schmeckvermögens bei den niederen Krebsen seien die blassen Zapfen und Kolben der ersten Antennen. Die Hauptstützen dieser Ansicht sind:

1) Dass der anatomische Bau die Organe zur chemischen Sinnesperception sehr geeignet erscheinen lässt.

2) Dass Dunkelformen, denen der Gesichtssinn abgeht, stärkere Entwicklung dieser Organe zeigen.

3) Dass bei vielen Arten die männlichen Tiere, welche nachweislich die weiblichen aufsuchen (auch bei Nacht), mehr und grössere Kolben zu besitzen pflegen.

4) Dass Arten, deren sitzende oder parasitische Lebensweise die Bedeutung des chemischen Sinnes vermindert, keine solchen Organe besitzen (Cymothoiden).

5) Dass die genannten Organe offenbar den blassen Fäden der höheren Krebse funktionell und morphologisch gleichwertig sind, bei welchen charakteristische Bewegungen der Geschmacksantenne beobachtet werden.

Fügen wir hierzu den von mir erbrachten Beweis, dass der blinde Asellus cavaticus mit seinen grossen Kolben chemisch viel reizbarer ist, als der sehende Asellus aquaticus mit seinen kleineren Kolben, so ist, glaube ich, die Annahme Leydig's, dass die blassen Kolben und Fäden der Krebse dem chemischen Sinne (Leydig nannte es „Geruch") dienen, über die Grenzen der Wahrscheinlichkeit erhoben. Auch meine obigen Beobachtungen an *Dekapoden*, besonders *Astacus*, sind hier mit heranzuziehen.

Ganz allgemein wird den blassen Kolben und Cylindern eine sexuelle Bedeutung zugeschrieben, d. h. sie sollen dem Männchen das Aufsuchen des Weibchens ermöglichen, welch letzteres dem Wasser einen spezifischen Geschmack mitteilen müsste. Ich glaube, dass diese Fähigkeit des Männchens überschätzt wird und dass die sexuelle Bedeutung des chemischen Sinnes nach einer etwas anderen Seite hin zu suchen sein wird. Das begattungsfähige Männchen wird das Weibchen sehen oder zufällig in dessen Nähe kommen; dann erst tritt der chemische Sinn in Wirksamkeit, indem das Sekret des Weibchens ein Reizmittel für den Geschlechtstrieb des Männchens bildet. Vielleicht kann auch das Männchen erkennen, ob das Weibchen schon befruchtet ist oder nicht. Beachtenswert ist die Angabe J. Vosseler's (319), dass bei Copepoden das begattende Männchen mit den (kolbentragenden) ersten Antennen das vierte Beinpaar des Weibchens umklammert. In den Beinen des Weibchens münden aber nach Rehfeld (257) Drüsen, die beim Männchen viel schwächer entwickelt sind. Dadurch kommen die Sinnesorgane der männlichen Antennen in innigste Berührung mit dem weiblichen Drüsensekret, wodurch der Geschlechtsakt reflektorisch ausgelöst werden könnte. Es würde also die dritte Phase der Thätigkeit des chemischen Sinnes hier vorzugsweise in Frage kommen, weniger die zwei ersten Phasen.

Die ungleiche Ausbildung der blassen Kolben bei Männchen und Weibchen findet sich übrigens

nicht bei allen niederen Crustaceen. Es ist im Gegenteil schon von verschiedenen Autoren hervorgehoben worden, dass bei manchen niederen Crustaceen *(Halocypriden, Claus)* die Leydig'schen Kolben bei beiden Geschlechtern gleich entwickelt sind, dagegen Auge und Tastborsten beim Männchen stärker als beim Weibchen ausgebildet erscheinen.

Als klassisches Beispiel ungleicher Ausbildung der Kolben kann *Leptodora hyalina* gelten. Nach Weismann hat hier das ausgewachsene Weibchen 9, das Männchen über 70 „Riechfäden", die Länge der Antenne in beiden Fällen ist 0,19 bezw. 1,45 mm.

Den in Menge existierenden Beschreibungen vom anatomischen Baue der Schmeckzapfen habe ich nichts neues hinzuzufügen. In dem Litteraturverzeichnis habe ich eine Anzahl Schriften mitaufgeführt, in welchen über Bau, Anordnung und Bedeutung der blassen Antennenanhänge verhandelt wird, ohne indessen Vollständigkeit bieten zu können.

Von der Beschreibung Leydig's muss ich insofern abweichen, als ich die Durchbohrung des Endknöpfchens der Zapfen bei Asellus (Fig. 92) nicht bemerken konnte und die Gründe für Existenz einer solchen Durchbohrung nicht anerkennen kann (vergl. auch 216 pg. 24 f.)

In Fig. 93 und 94 habe ich die Antennenspitze von Asellus aquaticus mit derjenigen eines gleichgrossen Asellus cavaticus zusammengestellt, um den Unterschied der Zapfen zu zeigen. Noch viel grösser ist der Unterschied zwischen *Niphargus* und *Gammarus* Fig. 97 und Fig. 96.

Recht bezeichnend ist es, dass diejenigen Vertreter der Amphipoden, welche nicht im Wasser leben, sondern auf dem feuchten Meeresstrande umherhüpfen *(Talitrus* und *Orchestia)* die Schmeckzapfen an den Antennen nicht besitzen. Die Antennenspitzen dieser Tiere erinnern vielmehr stark an die der Landasseln (*Armadillo, Porcellio, Oniscus).* Der aus einem dickwandigen Chitinrohre hervorragenden Besen (Fig. 91) ist *Talitrus* mit den Landasseln gemein, und findet sich bei ihm an der Spitze aller vier Antennen. Die übrigen Glieder der Antennen tragen starke, oft gespaltene Borsten, aber keine spezifischen Gebilde wie die Kolben.

Bei den parasitisch lebenden Cymothoiden sind die Antennen kurz und gedrungen wie der ganze Körper und die Extremitäten; es finden sich auf ihnen von Sinnesorganen nur ganz spärliche Härchen, die zuweilen gruppenweise zusammenstehen.

Die Formen *Mysis, Caprella* und *Protella* habe ich nicht eingehend untersucht, und mich nur davon überzeugt, dass bei ihnen die Schmeckfäden an den Antennen sehr zahlreich und gross sind. (Fig. 95.)

Die Würmer.

Die Egel.

Die Arten, mit welchen ich experimentierte, sind *Hirudo*, *Aulastomum*, *Nephelis* und *Clepsine*. Anatomisch untersuchte ich *Hirudo* und *Nephelis*.

Mein Resultat ist kurz dieses: Die von Apáthy u. A. beschriebenen segmentalen Sinnesorgane in Form von innervierten Epithelknospen, welche ganz besonders zahlreich den oberen Mundrand (Oberlippe) einnehmen, sind ausser den Augen die einzigen Hautsinnesorgane der Egel. Sie müssen also sämtlichen Sinnesthätigkeiten dienen, deren die Haut überhaupt fähig ist. Neben dem Tastsinne, den niemand dem Egel absprechen kann, besitzt die Haut noch Sinnesempfindlichkeit für thermische und chemische Reize. Die Epithelknospen der Egelhaut sind somit Wechselsinnesorgane des mechanischen, thermischen und chemischen Sinnes.

Indem ich im Folgenden die Experimente zur Feststellung des Schmeckvermögens mitteile, halte ich mich in der Hauptsache an den Blutegel, *Hirudo medicinalis*, die geringen Abweichungen der anderen Arten führe ich zum Schlusse an.

Ich experimentierte in der Weise, dass entweder die Egel in einem Glasgefäss mit ebenem Boden sich befanden, vom Wasser nur halb bedeckt, wo dann die Tropfen reizender Flüssigkeiten mittelst feiner Pipetten an jede beliebige Stelle des Körpers direkt gebracht werden konnten; oder es befanden sich die Tiere in tiefem Wasser und nur wenn sie den Kopf aus dem Wasser herausstreckten, konnte dieser durch Flüssigkeitstropfen oder eine riechende Substanz gereizt werden.

Riechende Substanzen wirken im allgemeinen sehr stark auf das Kopfende, die Egel werden durch den ½—1 cm entfernten Riechstoff ins Wasser zurückgetrieben, bezw. am Verlassen desselben gehindert. Dies gibt auch Graber an. Dagegen konnte ich Graber's weitere Angabe nicht bestätigen, dass der Reiz selbst durch eine mehrere Millimeter dicke Wasserschicht hindurch wirken soll. Graber berichtet, die Egel würden, wenn sie den Kopf einige Millimeter unter der Wasserfläche haben, durch einen über das Wasser gehaltenen Reizstoffträger (befeuchteter Glasstab) schon zurückgetrieben. Ich habe dies oft versucht, und nie mehr als vielleicht ½ mm Wasser für die Reizwirkung durchgängig gefunden.

Die hiebei mit Erfolg gebrauchten Materialien waren ätherische Öle (Terpentin-, Cedern-, Bergamottöl), Benzol, Toluol, Xylol, Creosot, Holzessig, Schwefelkohlenstoff, Naphthalin und Menthol. Alle diese Stoffe zeigten keine qualitativen, nur quantitative Unterschiede im Reizerfolge.

Von Interesse ist es, dass auch Leuchtgas, das aus einem Rohre ganz langsam (also ohne beträchtliche Luftströmung zu veranlassen) ausströmt, vom Egel gleichfalls unangenehm empfunden wird und ihn mit Sicherheit in seinen Wasserbehälter zurücktreibt.

Was die Wirkung direkt den Körper des Egels berührender Flüssigkeiten betrifft, so kann die Reaktion auf ätzende Stoffe, wie Säuren und Alkalien selbst in starker Verdünnung nicht auffallen und jedenfalls nicht zum Nachweis von Schmeckvermögen benützt werden. Dass dagegen manche sogenannte indifferente Bitterstoffe und süsse Stoffe energische Reaktion hervorrufen, betrachte ich nach

dem im allgemeinen Teile Gesagten als Beweis für Existenz von Schmeckvermögen der ganzen Haut. Eine beträchtliche Steigerung der Empfindlichkeit gegen Geschmackseindrücke findet sich an der Oberlippe, im übrigen ist der Körper ziemlich gleichmässig empfindlich. Aus begreiflichen Gründen lässt es sich nur wahrnehmen, wenn der Reizstoff dem Tiere unangenehme Empfindungen verursacht. Die Folge chemischer Reizung an einer beliebigen Hautstelle ist sofortige Kontraktion der gesamten Muskulatur des Segmentes, welches direkt gereizt wurde und der nächst benachbarten Segmente. Es reagiert also nicht etwa, wie bei manchen Mollusken, nur die unmittelbar betroffene Hautstelle durch Zusammenziehung ihrer Muskulatur, sondern die Kontraktion ist stets eine zirkuläre, den ganzen Körperquerschnitt betreffende. Und zwar scheinen sowohl Längs- wie Ringmuskeln in Thätigkeit zu treten. Denn erstens rücken die ringförmigen Hautsegmente der gereizten Stelle sofort dichter zusammen, was auf Wirkung der Längsmuskeln deutet, und zweitens wird der Körperquerschnitt an der gereizten Stelle verkleinert, es bildet sich eine seichte zirkuläre Einschnürung. Dies muss auf Ringmuskelwirkung beruhen.

Bei leichten Graden von Reizung, bei Anwendung schwacher Reizstoffe oder sehr verdünnter Lösungen kann das Zusammenrücken der Segmente ausbleiben, und man sieht dann nur jene seichte Einsenkung sich bilden. Umgekehrt, bei starker Reizung schliesst sich an die lokale Reaktion eine allgemeine an. Der Egel macht lebhafte Bewegungen mit dem ganzen Körper und sucht zu entfliehen. Häufig geht er dabei aus der kriechenden Bewegungsart in die schwimmende über, wobei das Wasser seinen Körper wirksamer bespült und den unangenehmen Reizstoff beseitigt.

Bemerkenswert ist, dass eine gereizte Stelle in der Mitte des Körpers nie durch seitliches Wegwenden, oder durch Tiefertauchen im Wasser reagiert, sondern stets nur auf die beschriebene Weise durch lokale Zusammenziehung. Der Egel vermag also nicht mit einem beliebigen Teile seines Körpers dem Reize zu entfliehen. Anders der Kopf; trifft diesen der chemische Reiz, so flieht er diesen augenblicklich mit Sicherheit und Geschick. Er weicht entweder seitlich, nach oben oder unten ab, oder er zieht sich gerade nach hinten zurück, indem der ganze Vorderkörper sich verkürzt. Diesen Unterschied zwischen Kopf und Rumpf beobachtete ich bei allen meinen Versuchstieren aus der Klasse der Würmer. Das hintere Körperende ist hierin dem vorderen nicht gleichwertig. Es ist beim Egel der unempfindlichste Teil, es kann nie zum seitlichen Ausweichen gebracht werden, sondern wenn der Reiz stark genug ist, um den Saugnapf zum Loslassen zu veranlassen, pflegt das ganze Tier gleich die Flucht zu ergreifen.

Von den verschiedenen Chemikalien, welche ich zu den Reizversuchen verwandte, habe ich noch einiges einzelne zu berichten. Chininbisulfat in der Koncentration $^1/_{80}$ reizt so heftig am ganzen Körper, dass eine Steigerung des Reizerfolges gegen den Kopf hin nicht zu bemerken ist. Das neutrale Chininsulfat wirkt viel schwächer, vor allem wohl desshalb, weil seine grösstmöglichste Koncentration immer noch relativ gering ist.

Auffallender Weise ist hier in einer Reihe mit dem Chinin das intensiv süsse Saccharin zu nennen, indem dessen Wirkung auf *Hirudo* mit derjenigen des Chinins qualitativ identisch ist (es wurde in starker Lösung verwendet, $^1/_{10}$—$^1/_{20}$). Noch stärker als das saure Chininsulfat reizt Strychninnitrat in den Verdünnungen $^1/_{150}$, $^1/_{600}$, $^1/_{1500}$, letztere Verdünnung wirkt etwa wie die Saccharinlösung. Übrigens sind die individuellen Verschiedenheiten oft recht bedeutend. So wirkte bei einem Egel Strychnin $^1/_{150}$ nur so stark, wie bei einem anderen Exemplare $^1/_{600}$; $^1/_{1500}$ bei ersterem eben nur noch nachweisbar, dagegen Saccharin sehr stark, Chinin auffallend schwach.

Schwefelwasserstoffwasser ist stets wirkungslos, und auch verschiedene Zuckerarten, die ich in

höchsten Concentrationen anwandte, unterscheiden sich von dem Saccharin durchaus, indem sie wie Wasser an dem Egel abflossen, ohne diesen irgendwie sichtbar zu erregen.

Auffallend war mir bei *Hirudo*, wie bei manchen anderen Wirbellosen, die grosse Empfindlichkeit gegen Chloralhydrat. Für mich ist schon die Lösung $^1/_{50}$ in kleineren Quantitäten geschmacklos. Dieselbe Concentration veranlasst aber die Egel zu heftiger Zusammenziehung der Körperringel und raschem Wegwenden des Kopfes. Ebenso die Verdünnungen $^1/_{100}$, $^1/_{200}$, während $^1/_{300}$ eben noch deutlich augenblickliche Reaktion erkennen lässt. $^1/_{400}$ bewirkte bei meinen Versuchstieren erst nach 5—10 Sek. langsames Zurückziehen des Kopfes.

Aus diesen Versuchen mit Substanzen, welche mit allem Rechte zu den „indifferenten" gerechnet werden dürfen, geht, wie ich glaube, unzweifelhaft hervor, dass die Haut des Egels Schmeckvermögen besitzt, und zwar nicht nur die Mundgegend, sondern die ganze Haut. Dies stimmt nun auch sehr gut mit dem anatomischen Befunde; denn wir finden die Organe, welche auf der zum Schmecken naturgemäss am meisten benützten Oberlippe sich in grosser Zahl zusammenschaaren, spärlicher verteilt auf der ganzen Körperoberfläche wieder. Wir finden ausser ihnen keine anderen Sinnesepithelien auf der Körperoberfläche verstreut, daher ergiebt sich von selbst der Schluss, dass jene Organe dem Schmeckvermögen dienen. Ich glaube, wir brauchen nicht anzunehmen, wie es schon geschehen ist, dass die 8 Augen des Blutegels dem Geschmacks- und Tastsinne neben ihrer Sehfunktion dienen; dazu erscheinen sie doch schon zu weit spezifisch zu lichtempfindenden Organen umgebildet. Die Thatsache, dass die Oberlippe, über welcher die Augen stehen, so speziell geschmacksempfindlich ist, lässt sich ja auf die ungezwungenste Weise damit erklären, dass die Epithelknospen der Haut sich an jener Stelle in ganz besonderer Weise häufen und hier dicht bei einander stehen.

Ein inneres Geschmacksorgan scheint den Egeln zu mangeln, wenigstens habe ich keine im Munde gelegenen Nervenendapparate gesehen und auch nirgends eine Angabe über solche gefunden.

Dass die Egel von ihrem Geschmackssinne Gebrauch machen, ist bekannt, und es wird in dieser Hinsicht immer angeführt, dass die Blutegel nicht dazu zu bringen sind, an nicht gereinigten, schweissigen Hautstellen anzubeissen, dass sie dagegen besonders leicht anbeissen, wenn die betreffende Stelle mit Milch, Blut oder Zuckerlösung bestrichen wird. Nach Milne Edwards soll selbst Milch, welche mit Coloquinthen bitter gemacht ist, den Egel nicht am Anbeissen hindern. Wie dies mit meinen Beobachtungen über die hochgradige Empfindlichkeit gegen Bitterstoffe zusammen zu reimen ist, weiss ich nicht.

Hierher ist noch eine Erfahrung zu zählen, die nämlich, dass Blutegel es lieben sollen, wenn gewisse Pflanzen in dem von ihnen bewohnten Wasser wachsen, während andere, die dem Wasser einen bestimmten Geschmack verleihen, welcher ihnen unangenehm ist (Ellern, Erlen), die Egel vertreiben und an Teichen, in welchen Blutegel gezüchtet werden sollen, zu vermeiden sind.

Die kleine Egelart *Nephelis* scheint sich ganz wie *Hirudo* zu verhalten, auch in den histiologischen Verhältnissen der Sinnesorgane; experimentelle Untersuchungen sind wegen der Kleinheit und der steten Unruhe namentlich junger Tiere ungleich schwerer auszuführen.

Der Rollegel *Clepsine* und der Pferdeegel *Aulastomum* verhalten sich insofern ähnlich, als bei ihnen die Reizbarkeit im allgemeinen merklich geringer ist als bei erstgenannten zwei Arten, und dabei deutlicher auf den Kopf hin concentriert ist. Der Kopf ist bei ihnen viel empfindlicher als der Rumpf, welch letzterer auf Chinin oft gar nicht reagiert.

Bei Egeln, welche auf dem Lande leben, scheint es auch ein Riechvermögen zu geben, das nach einer vorliegenden Angabe recht scharf sein müsste. Schmarda berichtet in seiner „Reise um die Erde“ von dem auf Ceylon häufigen Egel *Hirudo ceylonica*, dass er auf dem Lande lebt, im Walde und selbst auf Bäumen. Dieser Egel wird den Menschen lästig, indem er sie sogar während des Marsches anfällt, sich von den Bäumen herabfallen lässt und an der Haut festsaugt.[1]) Schmarda schreibt ihm die Fähigkeit zu, Menschen oder Tiere aus der Ferne zu wittern, also ein Riechvermögen. Es müsste interessant sein, dies Tier histiologisch zu untersuchen. Bei der grossen Empfindlichkeit, welche unsere Egel gegen Riechstoffe haben, selbst gegen solche, welche, wie das Leuchtgas, nicht ätzen, ist es nicht undenkbar, dass dieselben Organe, welche hier neben dem Gefühl dem Geschmacke dienen, dort mit geringer Modifikation zu Riechorganen werden.

Schliesslich habe ich noch mitzuteilen, dass ich durch Cocain die Empfindlichkeit der verschiedenen Egel herabsetzen, durch Strychnin erhöhen konnte. Das Cocain wurde mit einem weichen Pinsel in 4% Lösung aufgestrichen und vernichtete vorübergehend an den bestrichenen Teilen die Sensibilität, wie mir schien, fast völlig. Ein am Kopfe so behandelter Egel, der sich schon in reinem Wasser einige Zeit erholt hatte, tauchte bei den lebhaften Bewegungen seines Vorderkörpers diesen einmal in einen vorgehaltenen Tropfen 33% Essigsäure, ohne nur im mindesten zurückzuzucken, während doch die Säure seine Haut heftig anätzte. (Vergl. auch Richard (263), welcher ebenfalls lokale Anästhesierung beim Regenwurm beobachtete.)

Strychnin liess ich in Lösungen von 1 : 10000 bis 1 : 100000 stundenlang einwirken, und fand dann Verdünnungen von Chinin und Chloralhydrat noch erregend wirksam, die zuvor wirkungslos geblieben waren.

Der Regenwurm.

Unsere gemeinen Regenwürmer sind für chemische Hautreizungen noch empfindlicher als die Egel. Gemeinsam mit diesen ist ihnen die Eigenschaft, dass die Reizbarkeit am Kopfe bedeutend grösser ist, als in der Körpermitte, überhaupt am Rumpfe. Dem Regenwurm eigentümlich ist eine sehr hochgradige Empfindlichkeit des Hinterendes; dieselbe kommt der des Kopfes graduell ziemlich gleich. Bei genauerer Prüfung stellt sich indessen ein Unterschied heraus. Das Kopfende nämlich besitzt die Fähigkeit, dem reizenden Stoffe auszuweichen, wie beim Egel, und zwar je nach Umständen entweder nach der Seite oder oben, oder durch Zusammenziehen der vorderen Körperringel, wodurch der Kopf zurückgezogen wird. Das Hinterende dagegen ist nur der letzten Reaktionsart fähig, es weicht nie seitwärts aus. Die Rückenseite ist empfindlicher als die Bauchseite.

Die Reaktion des Rumpfes ist der bei den Egeln gleich, d. h. man bemerkt örtliche Zusammenziehung der gereizten Stelle, so dass die Ringel hier dichter als anderwärts stehen. Wenn die Rumpfoberfläche in grösserer Ausdehnung von einer reizenden Flüssigkeit getroffen wird, gerät das ganze Tier in heftigste Erregung und schnellt sich lebhaft umher. Ausweichen kann der Rumpf des Regenwurms so wenig, wie der anderer Anneliden.

Alles dies gilt eben sowohl für flüssige wie für dampfförmige Reizstoffe.

Um die isolierte Reizung kleiner Stellen sicherer durchführen zu können, verwendete ich möglichst grosse Exemplare (0,1—0,2 m lang),[2]) die zugleich sich als empfindlicher erwiesen, als kleine Tiere. Die Reizstoffe waren dieselben wie bei den Egeln.

---

[1]) Diese Angabe bestätigt Häckel in seinen „Indischen Reisebriefen.“

[2]) von der Spezies *Lumbricus terrestris.*

Durch geeignete Verdünnung der Lösungen, welche am ganzen Körper reizen, lassen sich Flüssigkeiten herstellen, die nur am Kopf und Hinterende, oder bloss am Kopfe reizen.

Von flüchtigen Stoffen reizen die stärksten überall (Rosmarinöl, Xylol etc.) andere (Kreosot) nur an den beiden Enden, schwache, wie Schwefelkohlenstoff, nur am Kopfe.

Die hohe Empfindlichkeit des Vorderendes erstreckt sich nur auf den Kopf selbst, besonders dessen Spitze und die Mundgegend; die nächstfolgenden Körpersegmente scheinen sich von den späteren nicht zu unterscheiden.

Dass das Hinterende den Rumpf an Sensibilität übertrifft, ist nicht wunderbar, da es bei dem nicht selten vorkommenden Rückwärtskriechen zur Untersuchung des Weges dient, und in diesem Falle alle Reize, welche von diesem ausgehen, seien sie mechanischer oder chemischer Natur, zuerst empfängt. Doch möchte ich glauben, dass die wirkliche Sensibilität des Afterendes nicht um so viel die des Rumpfes übertrifft, wie es auf den ersten Blick scheint. Man kann hier eine Parallele zu der Empfindlichkeit der Landschneckenfühler ziehen: Diese Teile sind es, an welchen der Erfolg der Reizung besonders deutlich sichtbar wird. Das Zurückzucken des Hinterendes ist auffallender, als die Zusammenziehung der Körperringel, wie die Einstülpung der Schneckenfühler ein auffallenderer Erfolg der Reizung ist, als die Bewegung der in Wahrheit nicht viel weniger empfindlichen Lippen.

Das Ergebnis meiner Versuche am Regenwurm ist also unzweideutig und lautet: Der Regenwurm besitzt an seiner ganzen Körperoberfläche Riech- und Schmeckvermögen, dessen Feinheit und Empfindlichkeit gegen Kopf und After hin zunimmt. Weniger klar aber ist die Deutung dieses Resultates. Beim Blutegel hatten wir wenigstens die eine Angabe, dass er gewisse im Wasser stehende Pflanzen scheut, welche Stoffe an's Wasser abgeben; da war es nun leicht denkbar, dass diese Stoffe auf seiner mit Schmeckvermögen ausgestatteten Haut unangenehme Empfindungen hervorrufen, „unangenehm schmecken.“ Anders beim Regenwurm; hier wüsste ich nichts anzuführen, was Zeugnis dafür ablegte, dass ein freilebender Regenwurm Gebrauch von dem chemischen Sinne seiner Haut machte. Ja nicht einmal den Geschmacksorganen in der Umgebung des Mundes wird viel zugemutet werden, da der Regenwurm wahllos verdauliche Gegenstände mit unverdaulichen verschlingt, und die Auswahl des für den Haushalt seines Organismus notwendigen erst von der resorbierenden Darmschleimhaut treffen lässt. Er ist kein Feinschmecker und wozu benötigt er dann feinen Schmeckvermögens? Auch die Wahrnehmung gas- oder dampfförmiger Stoffe, das Riechvermögen, wird dem unintelligenten Tiere wenig zu statten kommen. Ich vermute, dass die Bedeutung des so ausgebildeten Schmeckvermögens zum Teil in der Wahrnehmung von Feuchtigkeit, von Wasser zu suchen sein könnte. Freilich ist die Wahrnehmung der Feuchtigkeit, des Nassen, keine einfache Empfindung, wie die des Süssen etc. Es ist nicht allein der Geschmackssinn, der dabei erregt wird — dass uns reines Wasser geschmacklos erscheint, ist kein Grund für die Annahme, dass dieses bei Tieren ebenso sei, — es kommen vielmehr bekanntlich zur Empfindung der Nässe Temperatur- und Tastsinn zusammen, und bilden eine Mischempfindung. Wenn wir Nässe mit der äusseren Haut wahrnehmen, sind diese beiden letzten Sinne die einzigen, die dabei ins Spiel kommen. Ob eine Flüssigkeit jedoch, die wir im Munde haben, Wasser ist, zu dieser Entscheidung hilft auch der Geschmackssinn mit, freilich beim Menschen nur in einer negativen Weise, indem er die Abwesenheit beigemischter schmeckbarer Stoffe konstatiert. Die Thatsache, dass Wasser eine ganz bestimmte (süsse) Geschmacksempfindung im Munde erzeugt, wenn man denselben vorher mit einer Lösung von Kaliumchlorat ausgespült hat, zeigt aufs deutlichste, dass auch reines Wasser zu chemischen Umsetzungen in den Geschmacksorganen Anlass geben kann, wenn dieselben zuvor, wie in diesem Falle durch jenes Salz, in einen besonderen Zu-

stand der Empfänglichkeit gebracht sind. Ein solcher Zustand kann aber bei anderen Geschöpfen sehr wohl als dauernd bestehend gedacht werden, und hierdurch könnte auch Wasser schmeckbar werden.

Bei dieser für ein Tier wie den Regenwurm so wichtigen Empfindung, welche ihm die Feuchtigkeit verursacht, werden voraussichtlich Geschmackssinn, Temperatur- und Tastsinn zusammenwirken; während aber bei Menschen die Mischempfindung, welche ihm diese drei Sinne von dem im Munde befindlichen Wasser übermitteln, durch dreierlei verschiedenen Sinnesorgane vermittelt wird, hat der Regenwurm, so nehme ich an, für alle diese drei Sinne gemeinsame Organe. Die Eigenschaften des Feuchten werden jede in ihrer Weise die Organe erregen, und diese Summe von Erregungen wird gewohnheitsgemäss als Empfindung des Feuchten gedeutet werden. Eine solche Annahme scheint mir besser und zwangloser, als die, dass die nachgewiesenen Äusserungen von Schmeckvermögen mehr ein zufälliger Befund wären, dass die Organe, die sonst dem Tastsinne dienten, zufällig auch die Fähigkeit hätten, chemische Reize zu percipieren, wie unser Auge „zufällig" die Eigenschaft hat, bei mechanischer Reizung durch Schlag oder Stoss Licht zu empfinden. Als ich von der Wahrnehmung der Feuchtigkeit durch Hautsinnesorgane sprach, habe ich damit nur ein Beispiel herausgegriffen, um zu zeigen, dass es auch Erregungsmittel für den Geschmackssinn geben kann, welche ausserhalb unserer gewohnten und vielbesprochenen vier Geschmacksqualitäten süss, sauer, bitter, salzig liegen. Es wird gewiss noch manche anderen Einwirkungsarten der Aussenwelt auf das Tier geben, die zwischen den Sinnen, die wir unterscheiden, in der Mitte liegen, und demgemäss Mischempfindungen erzeugen. In diesen Gebieten wird die Hauptwirksamkeit der Wechselsinnesorgane liegen.

Als eine gewissermassen zufällige Eigenschaft der Hautsinnesorgane des Regenwurms müssen wir es bezeichnen, dass sie Empfindlichkeit für bittere und süsse Stoffe besitzen. Man kann wohl sagen, dass ein freilebender Regenwurm kaum in die Lage kommen wird, mit bitteren oder süssen Substanzen in Berührung zu kommen. Andererseits sind diese Stoffe, wie Strychnin, Chinin, Saccharin, so ganz frei von gewebszerstörender Wirkung (vermöge deren sie zu den Tastorganen oder den sensiblen Nerven direkt vordringen und sie erregen könnten), dass man nicht umhin kann, anzunehmen, es müssen Hautsinnesorgane vorhanden sein, welche die spezifische Eigenschaft haben, dass selbst chemische Einflüsse geringster Energie in ihnen irgend eine Änderung bedingen. Dass die Bitterstoffe in der ganzen Tierreihe eine so ausgesprochene Wirksamkeit auf einen Teil der Sinnesepithelien auszuüben vermögen, ist um so auffallender, als wir gar nicht wissen, welcher chemischen Eigentümlichkeit sie diese Eigenschaft verdanken. Von der Aufklärung dieser chemischen Frage sind wir wohl noch weit entfernt; immerhin ist es vorderhand von einigem Werte, die Thatsache zu konstatieren, dass eine so weitgehende Übereinstimmung in den Stoffen besteht, welche von unserem menschlichen und von dem tierischen Geschmackssinne wahrgenommen werden, und dass Ausnahmen, wie ich sie an anderem Orte (218) mitgeteilt habe, doch immer selten sind.

Die Sinnesepithelien des Regenwurms.

Über die Organe des Hautsinnes bei *Lumbricus* besitzen wir eine neuere ausführliche Arbeit, auf welche ich wegen ihrer principiellen Wichtigkeit etwas näher eingehen muss (177). M. v. Lenhossék untersuchte genannte Organe mit Hülfe des Golgi'schen Verfahrens, welches sich bei Wirbeltieren so glänzend bewährt hatte. Das uns hier interessierende in Lenhossék's Resultaten ist folgendes. Am Aufbau der Epidermis beteiligen sich 1) Stützzellen, 2) Schleimzellen, 3) Nervenzellen. Die zwei ersten Formen gehen in einander über und stellen nur verschiedene Phasen der sekretorischen Thätigkeit dar. Die Nervenzellen „finden sich weder auf gewisse Gegenden beschränkt, noch an bestimmten

Stellen zu besonderen Sinnesorganen angehäuft, sondern erscheinen über alle Gebiete der Epidermis gleichmässig verteilt“ (pg. 109). An ihrem basalen Pole zerfasern sich die Nervenzellen in eine Anzahl feiner Ausläufer, die ihrer Bedeutung nach in zwei Kategorien zerfallen: 1) in protoplasmatische Fortsätze oder Dendriten, 2) den stets einfachen Nervenfortsatz.

Ein freies Auslaufen von Nervenfasern in der Haut neben der Endigung in Sinneszellen kommt nicht vor. Über den Verlauf der Nervenfasern und die Deutung der Nervenzellen äussert sich Lenhossék zusammenfassend, wie folgt (pg. 103): „Es stellte sich heraus, dass die sensiblen Nervenzellen, d. h. die Elemente, die den Spinalganglienzellen der Wirbeltiere entsprechend, den sensiblen peripherischen Fasern zum Ursprunge dienen, bei dem Regenwurm weder im Marke, noch in besonderen Ganglien zu suchen sind, sondern dass sie in die Haut verlegt sind, an deren Zusammensetzung sie beträchtlichen Anteil nehmen. Die sensiblen Fasern entspringen im Integument. Von hier aus streben sie nach dem Marke hin, in dessen Dendritengewirr sie sich einsenken. Hier unterliegen sie in ähnlicher Weise wie bei Wirbeltieren, sofort einer Y-förmigen Spaltung in einen auf- und absteigenden Ast, welche unter streng longitudinalem Verlaufe, ohne sich weiter zu teilen oder Seitenästchen abzugeben, im nächsten Ganglion mit freier Spitze auslaufen.“

Die aus der Sinneszelle hervorgehende Nervenfaser strebt nach der Gegend hin, wo die motorischen Ganglienzellen angehäuft sind, zu denen sie dann Beziehungen eingeht (pg. 128). „Die Erkenntnis, die uns die neuesten Forschungen am Nervensystem von Wirbeltieren und Wirbellosen vermittelt haben, sowie auch vorliegende Erfahrungen lassen darüber keinen Zweifel übrig, dass diese Beziehungen stets als einfacher Kontakt, d. h. als eine Berührung frei auslaufender Fasern und Zellen resp. deren Dendriten und nicht etwa als direkte Verbindung aufzufassen seien. Wie für Wirbeltiere, so gilt gewiss auch für Wirbellose das Gesetz, dass es keine Nervenfasser gibt, welche sich an beiden Enden mit Nervenzellen verbände. Allen kommt vielmehr das Verhalten zu, dass sie auf der einen Seite aus einer Nervenzelle entspringen, aus der sie auch ontogenetisch als deren verlängerter Fortsatz hervorgehen, und auf der anderen Seite frei endigen. Jene epidermalen Nervenzellen sind demgemäss nicht als „„Nervenendzellen““ sondern als echte Ursprungszellen von Nervenfasern aufzufassen.“

— (pg. 132). „Es ist nun von hohem Interesse, dass sich jenes ursprüngliche Verhalten an zwei Stellen auch bei den höchsten Säugern und dem Menschen erhält; diese sind: Riechschleimhaut und Geschmackspapillen.“ Die Riech- und Schmeckzellen stellen nach Lenhossék echte periphere Nervenzellen dar, vergleichbar den epidermalen Nervenzellen bei *Lumbricus*, und gehen wie diese direkt in eine Nervenfaser über.

Diese hier von Lenhossék gezogene Parallele, welche auch für die uns hier interessierende Frage nach der Funktion der Hautsinnesorgane fruchtbar hätte werden können, hat sich nicht in ganzem Umfange aufrecht erhalten lassen. Denn in einer neueren Mitteilung beschreibt Lenhossék die Nervenendigung in den Geschmacksknospen der Wirbeltiere anders, und zwar übereinstimmend mit C. Arnstein und anderen Forschern, welche durch intravitale Methylenblaufärbung ihr Resultat erhalten hatten. Nach dieser neueren Anschauung umspinnen die in feinen Verzweigungen endigenden Nervenfasern die Geschmackszelle, ohne jedoch in diese einzutreten. Das würde einen bedeutenden Unterschied gegen die Sinnesepithelien des Regenwurms ausmachen; so ist demnach Lenhossék's Untersuchung für die Beurteilung der Funktion der Hautsinnesorgane wertlos geblieben. Noch in einem anderen Punkte ist das, was ich hier aus Lenhossék's Arbeit citiert habe, nicht zutreffend. Übereinstimmend berichten nämlich Mojsisowics und Vejdowsky, dass am Kopfe, besonders den

Mundteilen der *Lumbriciden*, auch speziell von *Lumbricus*, sich „Geschmacksknospen" finden. Vejdowsky deutet dieselben übrigens als Tastorgane. Nach Mojsisowics sind sie zuerst von F. E. Schulze bemerkt worden, und sollen Geschmacksorgane sein. Ganz neuerdings teilte mir Herr Dr. Hesse mit, dass er die fraglichen Knospen bei *Lumbricus* in grosser Zahl und zwar über den ganzen Körper zerstreut gefunden hat und zeigte mir Präparate und Zeichnungen von unzweifelhaften Epithelknospen, ganz ähnlich denen des Blutegels.[1]) Die Angabe Lenhossék's, dass keine Gruppierung der Hautsinneszellen des Regenwurms zu Sinnesorganen stattfinde, ist also in diesem Sinne zu berichtigen.

Da der Regenwurm in seiner Haut zweifellos mechanischen, chemischen, thermischen und Lichtsinn besitzt und hiefür nur zweierlei Organe (einzelne Sinneszellen und Knospen) vorhanden sind, sind diese jedenfalls Wechselsinnesorgane. Ich halte es für nicht unwahrscheinlich, dass die beiden Organformen in der Hauptsache die gleiche Funktion haben, und die Epithelknospen nur zur Sinnesempfindung hervorragend befähigte Hautstellen darstellen. Beide Arten von Sinnesorganen wären dann Universalsinnesorgane. Für ganz unbegründet würde ich es halten, wollte man aus der Gestalt der Epithelknospen etwa schliessen, sie seien spezifische Geschmacksorgane.

Arenicola piscatorum

erhielt ich in grösserer Zahl aus dem Wattenmeere bei Sylt. Betreffs der Bedeutung des chemischen Sinnes für diese Sandwürmer gilt im allgemeinen das beim Regenwurm Gesagte, sie wird gering sein, wenn auch nicht so gering, wie bei jenem. Der Kontakt mit der feuchten Umgebung ist doch im schlammigen Sandgrunde ein innigerer als beim Regenwurm in der Erde, und die im Wasser gelösten Stoffe können ihn eher erregen. Die an seinem Aufenthaltsorte entstehenden Produkte fauliger Zersetzung scheinen ihm Bedürfnis zu sein, und er wird daher auch wohl die Fähigkeit haben, sie aufzufinden. Sie müssen offenbar einen Eindruck auf seine Nerven machen.

Die chemische Reizbarkeit, soweit sie durch Versuche festzustellen ist, erreicht nicht den hohen Grad wie bei Lumbricus und Hirudo. Sie ist am Kopfe am grössten, das Hinterende unterscheidet sich vom Rumpfe nicht. Die Reaktion besteht wieder in lokaler Kontraktion, am Kopfe in seitlichem Ausweichen und wiederholtem Ein- und Ausstülpen des warzigen Rüssels.

Man hat wimpernde Spalten am Kopfe als Geschmacksorgane gedeutet, schwerlich mit Recht; die ganze Haut „schmeckt". Ein spezielles Prüfen und Aufsuchen der Nahrung ist diesem Wurme entschieden nicht möglich und nicht nötig. Allenfalls mögen die Sinnesepithelien in den Kopfspalten Stellen gesteigerter Empfindlichkeit darstellen, welche durch ihre Lage vor mechanischer Beschädigung

---

[1]) Herr Dr. Hesse wird über diesen Gegenstand nächstens selbst berichten und teilt mir einstweilen folgende vorläufigen Bemerkungen mit:

„Die Sinnesorgane der *Lumbriciden* sind knospenartige Gruppen von Zellen, die sich bei den verschiedenen Arten mehr oder weniger über die umgebenden Epidermiszellen erheben. Die Zellen tragen an ihrem peripheren Ende feine Sinneshaare, ihr proximales Ende geht direkt in eine Nervenfaser über. Die Sinnesorgane, von Fr. E. Schulze und Mojsisovics zuerst an den vorderen Segmenten der Regenwürmer beobachtet, haben eine weite Verbreitung über den Körper der Würmer. Ich konnte sie mit Sicherheit an den ersten 30 Segmenten von *Allolobophora riparia* nachweisen, und fand sie bei *Lumbricus herculeus Sav.* $1^1/_2$ cm vor dem Schwanzende noch recht zahlreich. Man kann also wohl eine Verbreitung über den ganzen Regenwurmkörper annehmen. Sie sind in Ringen um den Körper angeordnet, entsprechend den 3 Nervenpaaren, die in jedem Segmente von dem Bauchstrange ausgehen; und zwar gehören die zahlreichsten Sinnesknospen dem grossen mittleren Nerven zu, eine geringere Zahl dem vorderen, nur wenige dem dritten. Diese Anordnung findet sich nicht am Kopflappen und den zwei ersten Segmenten, wo zahlreichere Sinnesknospen in komplizierterer Verteilung auftreten. In kurzem werde ich genaueres darüber veröffentlichen. Hesse."

geschützt sind. Das könnte wichtig sein, wenn der Wurm mit dem Kopfe voran sich durch den Schlamm gräbt.

Durch merkbare Reizbarkeit zeichnen sich die Kiemen aus, sie werden bei schon verhältnissmässig schwachen Reizungen sofort versteckt, und zwar nur die vom Reize direkt getroffenen. Die Sicherheit, mit welcher dieses Verstecken der empfindlichen Kiemenbüschel geschieht, lässt annehmen, dass dieser Act nicht nur auf dem Wege des Experimentes erzeugt, sondern auch im Freileben vorkommt; uns unbekannte Reize irgend welcher Art, teils mechanische, teils chemische, werden die zarten und wichtigen Organe gefährden, und so bildete sich „zweckmässigerweise“ die Empfindlichkeit und infolge davon die Fähigkeit aus, die Kiemen dem Reize rechtzeitig zu entziehen. Wo die Kiemenanhänge weniger zart sind, wie bei *Halla* (s. u.), fehlt ihnen auch die Empfindlichkeit.

Am unempfindlichsten fand ich die Oberseite des dicksten Körperteiles; hier erzeugen nur starke Reize merkliche Reaktionen.

Ausser mit flüssigen Reizstoffen konnte auch durch Gerüche Reaktion erzielt werden.

Nereis (spec. ?)

ebenfalls aus dem nordfriesischen Wattenmeere, wo die Tiere, 0,05—0,1 m lang, zahlreich im Schlammgrunde leben.

Diese *Nereis* war sehr empfindlich gegen chemische Reize, flüssige wie gasförmige Agentien erzeugten Reaktionen am ganzen Körper, bei weitem am stärksten am Kopfe. Dieser wird lebhaft bei Seite gewendet oder zurückgezogen, sodann der Rüssel mehrfach aus- und eingestülpt, wie zur Reinigung. Die Fühler sind wegen ihrer Kleinheit schwer isoliert zu reizen, doch gewann ich den Eindruck, dass sie entschieden von der Reizquelle weggewendet wurden.

Für diese Annelidenart eigentümlich ist, gegenüber den bisher betrachteten, dass die unter dem Einflusse der Reizung entstehende örtliche Zusammenziehung des langgestreckten Körpers sich rasch wellenförmig über den Körper fortpflanzt und hierauf einige schlängelnde Bewegungen des ganzen Wurmes folgen. Diese Reaktion wiederholt sich mit grösster Sicherheit bei jeder Reizung. Reines Meerwasser, welches man zufliessen lässt, hat diesen Erfolg nicht, Süsswasser scheint am Kopfe ein wenig zu reizen.

Von Chininbisulfat, in Seewasser gelöst, reizten Lösungen von:

1 : 40—1 : 200 am ganzen Körper stark,
1 : 400—1 : 800 am Rumpf schwach, am Kopf stark,
1 : 600 am Rumpf nur noch Bewegungen der Fussstummel, am Kopf stark,
(für mich noch stark bitter)
1 : 3200—1 : 6400 nur noch am Kopfe
(für mich schwach bitter)

Ähnliches ergaben Strychnin, Chloralhydrat, Saccharin, Zucker. Erstere beiden reizen stärker als Chinin, letztere schwächer.

Halla partenopeia, Diopatra neapolitana, Aphrodite aculeata, Pholoë minuta.

Diese Würmer des Golfes von Neapel verhalten sich ziemlich ähnlich, und bieten gegenüber den bisherigen nicht viel neues. *Halla partenopeia* eignet sich ihrer Grösse (1 m) wegen gut zu diesen Versuchen, ist auch recht empfindlich, giebt aber etwas schwankende Resultate. Die Empfindlichkeit

ist bei ihr wie bei *Diopatra* über den ganzen Körper verbreitet, am Kopfe verstärkt. Die Verkleinerung der gereizten Körperringel ist wegen der grossen Verhältnisse sehr auffallend und deutlich. Der Kopf macht häufig, nachdem er sich rasch zurückgezogen hat, lebhafte Pendelbewegungen nach beiden Seiten. Dass das Hinterende nicht wie bei *Lumbricus* empfindlicher ist, als der Rumpf, ist leicht zu verstehen, da es gar nicht konstant ist, und jeden Augenblick neu gebildet werden kann, indem der Wurm die hintersten Körperringel einfach abwirft. Ohne ersichtliche Ursache teilt sich oft *Halla*, besonders wenn sie stärker erregt worden war. Wenn man sie künstlich teilt, durch einen Scherenschnitt, reagiert der kopflose Rumpf ganz wie früher, nur hat sein neugebildetes Vorderende ganz die Eigenschaften des früheren Hinterendes, d. h. es zeichnet sich dem Rumpfe gegenüber nicht durch höhere Empfindlichkeit aus. Ich habe einen kopflosen Rumpf wochenlang am Leben erhalten, und stets blieb die Reaktionsfähigkeit die gleiche. Bei chemischen und sonstigen Reizungen stösst *Halla* einen schwarzen, schleimigen Saft an der gereizten Stelle aus, welcher dieselbe umhüllt.

Die Oberseite und Unterseite sind in gleichem Maasse empfindlich, die seitlichen Körperanhänge sind gleichfalls alle reizbar, jedoch nicht in hervorragendem Maasse. Jedenfalls sind sie nicht die einzigen Träger der Empfindlichkeit des Rumpfes, ebensowenig bei *Arenicola* und *Diopatra* die Kiemen, bei *Aphrodite* die Fussstummel. Die Fühler am Kopfe sind weder bei *Halla* noch bei *Aphrodite* merklich empfindlich. Die Fühler und Taster sind offenbar nicht Organe besonderer Sinne, sondern stellen einfach Oberflächenvergrösserungen am Kopfe dar. Ihre funktionelle Bedeutung ist sicher gering.

Schneidet man einer *Halla* nur den Kopf mit den zwei ersten Ringeln ab, so ist in einer Beziehung der Erfolg der Operation derselbe, wie wenn das Tier halbiert wäre: Das durch den Schnitt neugebildete Vorderende hat die Fähigkeit verloren, dem Reiz geschickt zu entfliehen, sich zu verstecken u. s. f., was der eigentliche Kopf selbst stets kann. Diese Fähigkeit ist also an die Gegenwart des Kopfes gebunden. Dagegen ist, wenn nur der Kopf mit zwei Segmenten entfernt war, das neugebildete Vorderende e m p f i n d l i c h e r als dasjenige, welches durch einen Schnitt weiter unten, etwa durch das hundertste Segment gebildet werden kann. Diese höhere Empfindlichkeit scheint also durch einen grösseren Nervenreichtum der dem Kopfe nahestehenden Segmente bedingt zu sein.

Bei *Aphrodite aculeata* ist der Rücken mit seinem dichten Haarpelz hervorragend unempfindlich, die Bauchseite ist überall gleichmässig empfindlich.

Die Organe des chemischen Sinnes dürften auch hier mit denen des Tastsinnes zusammenfallen, wie solche in den Rückencirrhen, Fühlern und Bauchwarzen der verwandten *Hermione hystrix* von E. J o u r d a n beschrieben sind.

Protula intestinum und Serpula uncinata.

Von diesen Tieren können erklärlicher Weise nur die aus der Röhre hervorragenden K i e m e n - f ä d e n auf ihre Empfindlichkeit geprüft werden. Durch reines Seewasser, welches die Kiemenfäden bespült, wird das Tier nicht erregt, ebenso wenig durch Vanillin und Cumarin in Lösung. Dagegen treibt Strychnin das Tier sofort in seine Röhre zurück, Chinin ebenso. Die starke Wirkung des in Seewasser sehr wenig löslichen Strychnins, welche ganz momentan eintritt, berechtigt, von einem empfindlichen Schmeckvermögen zu sprechen. Auffallend ist das gänzliche Ausbleiben der Reaktion auf Cumarin, welches viele andere Tiere so stark reizt, oft stärker als Strychnin.

Serpula ist ihrer Kleinheit wegen schwer zu prüfen, gibt aber ähnliche Resultate wie Protula.

Dasybranchus caducus.

Da wir über die Sinnesepithelien der *Capitelliden* vor allem durch die ausgezeichneten Arbeiten von H. Eisig so genau, wie bei wenigen anderen Familien der Würmer unterrichtet sind, musste es besonders interessant erscheinen, experimentell an diese Familie heranzugehen. Aus der sogleich zu erwähnenden Art jedoch, wie sich die in Frage kommenden Sinnesorgane über den Körper verteilen, liess sich schon entnehmen, dass das Experiment hier von geringem Werte und nicht entscheidender Bedeutung sein werde. Dies hat sich in der That so ergeben. Ich verzichte daher auf ausführlichere Mitteilungen meiner Versuche mit diesen *Capitelliden*, und will nur kurz angeben, was ich mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen zu dürfen glaube.

Am Kopfe der *Capitelliden*, wie überhaupt vieler *Anneliden* und *Nemertinen* findet sich ein paariges Organ, das als Sinnesorgan gilt und als „Wimperorgan" bezeichnet wird. Eisig deutet es im Anschluss an Vejdowsky, E. Meyer, Kleinenberg und A. als Riechwerkzeug, bezeichnet indessen mit vollem Rechte diese Deutung als unsicher, so lange der experimentelle Beweis fehlt.

Segmental angeordnet sind die sogenannten Seitenorgane, Sinnesorgane mit birnförmigen Sinneszellen, und einem Besatze starrer Haare. Sie sind entweder retraktil, in Spalten zurückziehbar, oder sie sind anderweitig geschützt, so dass mechanische Berührung sie schwer treffen kann. Sie werden von Eisig als Homologa der Seitenorgane der Fische und Amphibien gedeutet, sollen dem Tastsinne (besser mechanischen Sinne) angehören, und sind auf alle Körpersegmente verteilt.

Endlich die becherförmigen Organe oder Endknospen sind nicht segmental angeordnet, bestehen aus langgestreckten Sinneszellen und Stützzellen, sind den Endknospen der Fische und der Säugetierzunge sehr ähnlich, sind gegen den Kopf hin zahlreicher, finden sich auch in der Mundhöhle. Sie werden von Eisig für Schmeckorgane gehalten.

Das Experiment ergibt Vorhandensein von Geschmackssinn am ganzen Körper, mit Steigerung der Empfindlichkeit gegen den Kopf zu. Mit Eisig's Deutung der einzelnen Organe stimme ich überein, mit Ausnahme derjenigen des Wimperorganes, welches ich bestimmt für kein Riechorgan, kaum für eine Stelle gesteigerten Schmeckvermögens, halten kann. Ob Seitenorgane oder Endknospen dem Schmeckvermögen dienen, lässt das Experiment, wie gesagt, unentschieden, da beiderlei Organe, gleichwie das Schmeckvermögen über den ganzen Körper verbreitet sind. Immerhin passt die Steigerung der Feinheit des Schmeckens am Vorderende zu der grösseren Häufigkeit der Schmeckbecher in dieser Region, und dies, zusammengehalten mit der weitgehenden Ähnlichkeit genannter Organe mit den zweifellosen Schmeckbechern der Egel und anderer Tiere, lässt Eisig's Annahme, dass wir es hier mit Schmeckwerkzeugen zu thun haben, recht plausibel erscheinen. Auch das Vorkommen der Organe in der Mundhöhle stimmt gut hiezu. Übrigens dürften sie, wie die Endknospen der Egel, Wechselsinnesorgane sein, also nicht allein dem Geschmackssinne dienen.

Gordius aquaticus

ist insofern für unsere Betrachtungen ein ganz interessantes Tier, als wir hier einmal, wie es scheint, ein Wesen antreffen, dem der chemische Sinn (im geschlechtsreifen Zustande) völlig fehlt. Es ist dies auch nichts undenkbares; so gut ein Tier des Gesichtssinnes ermangeln kann, so gut kann auch einmal der Geschmackssinn fehlen. Die ganze Organisation und Lebensweise des Tieres muss dann natürlich ebenfalls entsprechende Besonderheiten bieten. Das ist auch hier der Fall.

Die starke *Cuticula* des ausgewachsenen, geschlechtsreifen Tieres ist so widerstandsfähig gegen allerlei chemische Agentien, dass man sich keine Situation denken kann, in welche das freilebende Tier geraten könnte und in welcher seine Existenz durch ein chemisches Agens gefährdet würde. Andere Tiere, welche nicht so gut geschützt sind, besitzen dafür die Fähigkeit, durch ihren chemischen Sinn, durch ihr äusseres Geschmacksvermögen die Gegenwart reizender und schädlicher Stoffe zu bemerken und diesen sodann durch die Flucht sich zu entziehen. Eine weitere Eigentümlichkeit kommt *Gordius* neben seiner starken Schutzhülle zu, das ist der in der Zeit der Geschlechtsreife, welche er im Wasser verlebt, obliterierte Mund und Vorderdarm. Infolge dessen können schädliche Stoffe gar nicht in seinen Körper eindringen. Weiter wirkt der Verschluss des Mundes aber auch dahin, dass der Geschmackssinn noch aus einem weiteren Grunde unnötig und wertlos wird: Das mundlose Tier nimmt natürlich keine Nahrung auf, und bedarf daher auch keines Mittels zur Erkennung und Auswahl von Nahrungsstoffen. Vor der Geschlechtsreife, also während der Wurm im Unterleibe von Raubinsekten lebt (in Wasserkäfern, *Silpha* u. A., aber auch nicht selten in Heuschrecken und Raupen), ist er vor der Gefahr schädlicher Einwirkung seiner nächsten Umgebung auf ihn noch sicherer, als im Freien, bedarf daher keines weiteren Schutzes ausser seiner *Cuticula*. Und eines feinen Schmeckvermögens am Munde bedarf er hier deshalb nicht, weil er wahllos einfach alles frisst, was er vorfindet. Schliesslich hat er das ganze Abdomen seines Wirtes leer gefressen, und wandert nun aus. Eines Schmeckvermögens werden nur die Embryonen bedürfen, die frei im Wasser eine zeitlang zubringen; ihnen fehlt noch die derbe *Cuticula* und ihre Epidermis kann daher vielleicht als einfaches Wechselsinnesorgan noch Geschmackseindrücke aufnehmen. Ebenso unempfindlich wie *Gordius* ist der ebenfalls durch derbe *Cuticula* geschützte kleine *Tulifex rivulorum*; er reagiert dagegen stark auf Erschütterungen. *Chaetogaster diaphanus*, der in Menge auf *Limnaeus* schmarotzt, ist etwas empfindlicher gegen chemische Reizung, ist aber zu Versuchen zu klein. Das gleiche gilt von *Nais proboscidea*. Die zahlreichen kleinen Wurmarten, welche in Fröschen und anderen Tieren schmarotzen sind äusserst wenig empfindlich, so dass man ihnen Geschmackssinn völlig absprechen kann.

Die Mollusken.

Bezüglich der Organe des chemischen Sinnes der Mollusken stehen sich zwei hauptsächliche Anschauungen gegenüber: Die eine hauptsächlich von Cuvier vertretene und heute fast ganz verlassene schreibt der ganzen Haut die Fähigkeit des Riechens zu, die andere mit zahlreichen neueren Vertretern sucht bestimmte Organe für den Geruchssinn festzustellen, und deren Homologie bei den einzelnen Familien nachzuweisen.

Namentlich um den letzeren Punkt haben sich die Morphologen bemüht; es sollten womöglich bei allen Molluskenordnungen Riechorgane gefunden werden, die sich als homologe Bildungen erkennen liessen, die eine bestimmte Lage am Körper, bestimmte Beziehungen zum Nervensystem hätten u. s. f. Der Versuch Spengel's, das von Gegenbaur bei Pteropoden gefundene, bei anderen Mollusken von Leuckart beschriebene und dann von de Lacaze-Duthiers neu „entdeckte" sog. Lacaze'sche Organ bei allen Molluskenordnungen nachzuweisen, ist von grossem Interesse, und ja auch zum Teil gelungen. Unglücklich aber war die Idee, dass damit ein allen Weichtieren gemeinsames Riechorgan gefunden sein sollte; davon unten näheres.

Verschiedene Forscher haben sich bemüht, experimentell den Sitz des Geruchsorganes bei den Schnecken festzustellen. Wenn man jedoch die Arbeiten überblickt, welche über Riech- und Schmeckorgane niederer Tiere geschrieben sind, so macht sich bei keiner Tierklasse so sehr wie bei den *Mollusken* der bedauerliche Gebrauch geltend, nicht nur Arbeiten über das Riechorgan zu schreiben, ohne Versuche in dieser Hinsicht anzustellen, sondern sogar die vorhandenen experimentellen Arbeiten einfach unberücksichtigt zu lassen. Der Sache selbst hat das nicht zum Vorteil gereicht. Angesehene Forscher haben Theorien über den Sitz des Geruchsorganes der Schnecken aufgestellt, über welche wir jetzt nur erstaunen können. Es ist gewiss zuzugeben, dass das Experiment bei *Mollusken* oft keine eindeutige Antwort gibt, so dass wiederholt verschiedene Forscher aus dem gleichen Experiment entgegengesetzte Schlüsse ziehen konnten. Das darf aber doch nicht den Anlass geben, die Versuche einfach zu ignorieren, es sollte vielmehr dazu führen, dass man die Versuche vorsichtiger anstellt und die Schlüsse vorsichtiger zieht. Meiner Ansicht nach haben sich Forschungen über noch unbekannte Sinnesorgane und deren Bedeutung in erster Linie auf biologische Beobachtungen und experimentelle Untersuchungen am lebenden Tiere zu stützen, womit eine Berücksichtigung der anatomischen Verhältnisse verbunden werden muss. Das Mikroskop und Mikrotom können uns niemals für die Funktion eines Organes Beweise geben, wenn die Physiologie nicht zu Hilfe kommt. Schon eher kann man Erfolge haben, wenn man allein sich auf Versuche stützt, das einzig sichere aber ist das Zusammenwirken beider Methoden.

Auch die erwähnte Tendenz, homologe Riechorgane für alle Ordnungen aufzustellen, hat der Forschung nicht zum Vorteil gereicht. Sie beruht auf falschen Voraussetzungen. Man glaubte bei den Insekten ebenso verfahren zu können, und das hat sich als unmöglich herausgestellt. Die Geschmacksorgane haben sich an verschiedenen Stellen in der Gegend des Mundes aus den primitiven Hautsinnesorganen herausgebildet, oder von diesen abgegliedert. Eine gewisse Homologie fanden wir insofern, als z. B. das Gaumenorgan bei allen Insektenordnungen wiederkehrt, aber es ist nur mor-

phologisch, nicht funktionell bei allen gleichwertig. Umgekehrt, alle Geschmacksorgane, die wir bei Insekten finden, sind sich funktionell, aber nicht morphologisch gleichwertig. Ganz ähnlich ist es auch bei den *Mollusken*. Die Veränderlichkeit der Organisation ist, mehr bei den niederen als bei den höheren Tieren, eine so grosse, dass derselbe Zweck, dieselbe Funktion, bei verschiedenen Ordnungen oder Familien auf verschiedenem Wege erreicht werden kann.

In der Klasse der *Mollusken* sind Tiere mit so sehr verschiedenen Lebensbedingungen vereinigt, dass es nicht Wunder nehmen kann, wenn der Sinnesapparat bei ihnen grosse Differenzen aufweist. Bei den Schnecken und mehr noch den *Cephalopoden* steht er auf sehr hoher Stufe, auf der anderen Seite stehen die Muscheln, wenigstens ein Teil derselben, in der Ausbildung der Sinnesthätigkeiten weit zurück, so dass sie den *Actinien* und den *Ascidien* nahe kommen. Bei solchen Tieren ist von vornherein eine geringe Ausbeute für experimentelle Untersuchungen zu erwarten. Immerhin sind dieselben doch nicht ganz erfolglos, wie ich im folgenden zeigen werde. Bei den Schnecken sind Versuche zwar oft nicht so sicher und erfolgreich anzustellen, wie bei den Insekten, erlauben aber doch mancherlei Schlüsse über die Sinnesthätigkeiten dieser Tiere.

Wenn ich kurz das allgemeine Ergebnis meiner Untersuchungen an *Mollusken* angeben soll, möchte ich dies ausdrücken, wie folgt:

Dass die gesamte Haut aller *Mollusken* ein chemisches Sinnesorgan, bei Landmollusken ein Riechorgan, bei Wassermollusken ein Schmeckorgan, darstellt, ist unbedingt nicht richtig. Die chemische Sinnesthätigkeit ist vielmehr bei den Landschnecken und vielen Wassermollusken auf bestimmte Gegenden lokalisiert, welche aber in den wenigsten Fällen anatomisch wohl charakterisierte Sinnesorgane darstellen dürften, sondern an welchen nur die allgemeinen Hautsinnesorgane gewisse Modifikationen zu erfahren scheinen, die sie zur chemischen Sinnesthätigkeit geschickt machen. Die Entwicklung des chemischen Sinnes bei den Mollusken ist in den verschiedenen Ordnungen eine sehr ungleiche.

Eingehende histiologische Untersuchungen über die Sinnesorgane der *Mollusken* habe ich nicht gemacht. Wir besitzen über dieselben eine Anzahl guter Arbeiten, von denen ich hier nur die durch Klarheit der Beschreibung und überzeugende Beweisführung hervorragenden Arbeiten von W. Flemming namhaft machen will. Ich glaube, dass die Ergebnisse dieses Forschers sich mit meinen experimentellen Resultaten und mit meiner Auffassungsweise gut vereinigen lassen, wenn ich auch nicht in allen Punkten den Schlüssen des genannten Forschers zustimmen kann. Ich werde auf diese, sowie einige andere hierhergehörige Arbeiten an geeignetem Orte einzugehen haben.

Wasserschnecken.

Von Wasserschnecken benützte ich zu meinen Versuchen: *Limnaeus stagnalis* und *palustris*, *Planorbis corneus*, *carinatus* und *marginatus* als Vertreter der Wasserpulmonaten.

Von Seeschnecken konnte ich noch die an den Nordseeküsten häufige *Litorina litorea* verwenden, ferner gelegentlich eines Aufenthalts in der zoologischen Station zu Neapel: *Nassa reticulata*, *Pleurobranchaea Meckelii*, *Aplysia punctata*, *Janus cristatus*.

Im folgenden halte ich mich zunächst ausschliesslich an die genannten Süsswasserschnecken, um später die Abweichungen der Seewasserformen anzuführen.

Zunächst gilt auch hier das über die Mollusken im allgemeinen gesagte, dass weder die ganze Körperoberfläche ein Schmeckorgan ist, noch dass es ein scharf begrenztes Schmeckorgan an einer

bestimmten Körperstelle gibt. Der grösste Teil der Haut, namentlich auch der Mantel besitzt kein Schmeckvermögen; diese Teile reagieren auf schwache und mässig starke chemische Reize gar nicht, sondern nur auf die allerstärksten. Man kann z. B. einem *Limnaeus*, der an der Wasserfläche hinkriecht, mittelst einer feinen Pipette den ganzen Hohlraum der Schale, welcher vom Mantel begrenzt wird, mit einer stark schmeckenden Flüssigkeit, z. B. Chininbisulfat anfüllen, ohne dass zunächst irgend eine Reaktion bemerkbar wird. Erst nach 15—30 Sekunden zieht sich die Schnecke langsam in ihr Haus zurück, kommt dabei mit dem Kopfe in die reizende Substanz und kontrahiert sich nun sofort heftig. Ausser mit Chinin habe ich diesen Versuch mit demselben Erfolge mit konzentrierter Lösung von Kaliumbichromat, mit Cocain. hydrochlor. 1 : 20, Essigsäure 1 : 250, Strychnin. nitr. 1 : 150 öfters angestellt.

Ich betrachte diesen Versuch als beweisend für das Fehlen von Schmeckvermögen an Rumpf und Mantel dieser Schnecken.

Wesentlich anders ist das Verhalten der empfindlichen Teile, zu welchen vor allem die paarige Oberlippe zu rechnen ist; dann folgt mit etwas geringerer Empfindlichkeit die Unterlippe, überhaupt die ganze Mundgegend, die Fühler und vielleicht auch die Haut des vorderen Teiles des Kopfes. Weniger empfindlich ist der ganze Rand des Fusses. An den genannten Stellen bewirkt schon die kleinste Menge eines differenten Stoffes sofortige lokale Kontraktion, wobei der gereizte Hautteil faltig wird, sodann Retraktion des betreffenden Körperteiles, und, wenn dieser hierdurch nicht aus dem Bereiche der reizenden Substanz kommt, des ganzen Körpers.

Die Art der Reaktion ist in diesem Falle mit derjenigen bei dem erstbeschriebenen Versuch gar nicht zu vergleichen, viel energischer, und sofort eintretend. Ich betrachte sie als ein Zeichen spezifischer Empfänglichkeit der genannten Hautstellen für chemische Reize, welche sehr wahrscheinlich als wahres Schmeckvermögen zu bezeichnen ist.

Dass die übrigen Körperteile, zwar nicht plötzlich, aber wenigstens allmählich auf den mässig starken chemischen Reiz reagieren, lässt sich in verschiedener Weise auffassen: Entweder ist die reizende Flüssigkeit in der bis zum Eintritt der Reaktion verflossenen Zeit bis zu den empfindlichen Teilen am Kopf und Fussrand vorgedrungen, und die ganze Reaktion beruht demnach auf einer leichten Reizung dieser Teile; dann brauchte die Haut im übrigen gar keine chemische Reizbarkeit zu besitzen. Oder aber die Reizbarkeit und Empfindlichkeit ist zwar überall vorhanden, aber im allgemeinen auf der Haut sehr gering und nur an den Kopfteilen bedeutend gesteigert. Endlich ist es auch denkbar, dass die Reaktion gar nicht infolge direkter chemischer Nervenreizung zustande kam, sondern indirekt als Folge einer schrumpfenden oder quellenden Einwirkung auf die Epidermis, wodurch die Endorgane des mechanischen Sinnes, oder auch nur die Nerven mechanisch gereizt würden. Ich halte von diesen drei Erklärungsweisen die zweite für die zutreffende. Ihr ist besonders günstig die Angabe Flemming's, dass bei den Wasserpulmonaten die Sinneszellen der Haut am Kopf und Rumpf die gleichen sind, und nur an ersterem Orte viel zahlreicher sind. Ich habe auf diesen Punkt noch zurückzukommen.

Einwurfsfreier noch als die durch Chinin etc. herbeigeführten Abstossungsreaktionen spricht für Existenz von Schmeckvermögen bei unseren Wasserschnecken die Reihe der folgenden, mit süssen Stoffen ausgeführten Versuche. Der süsse Geschmack ist auffallender Weise der Schnecke ein angenehmer, was darauf hinweist, dass auch ihre natürliche Nahrung zuweilen süsse Stoffe enthalten wird. Unter der Einwirkung süss schmeckender Lösungen treten beinahe immer die charakteristischen Bewegungen der Mundteile ein, mittelst deren die Schnecken sonst die ihnen zur Nahrung dienenden Algen

von Wasserpflanzen, Gefässwänden und der Wasseroberfläche loslösen und einsaugen. Ich liess Zuckerlösung aus einer fein ausgezogenen Glasröhre gegen Fühler, Lippen oder Mundöffnung tropfenweise fliessen. Den Weg eines solchen Tröpfchens kann man im Wasser gut beobachten, namentlich wenn die Lösung ziemlich konzentriert ist. Zweckmässig ist die Verwendung möglichst grosser Tiere, weil sich bei diesen die einzelne Teile leichter isoliert reizen lassen. Ich habe mich durch oft wiederholte Versuche überzeugt, dass die Fähigkeit den Zucker wahrzunehmen und zu erkennen nicht auf die Mundhöhle und die nächste Umgebung des Mundes beschränkt ist, sondern auch den Lippen und Fühlern zukommt. Dies zeigten mir u. A. solche Fälle, wo grosse *Limnaeen* an der Glaswand des Gefässes (unter Wasser) in die Höhe krochen, wobei der Mund fest der Wand anliegt, Oberlippe und Fühler aber weit abstehen und frei ins Wasser ragen. Liess ich jetzt Oberlippe oder Fühler von Zuckerlösung treffen, so hob augenblicklich die Schnecke den Kopf vom Glase ab und öffnete den Mund, um die Flüssigkeit einzusaugen, welche den Mund gar nicht berührt haben konnte. Waren nur die Fühlerspitzen von der Zuckerlösung bespült, so trat die Reaktion öfters nicht ein, sicher geschah dies dagegen, wenn die Oberlippe getroffen wurde.

Von Interesse ist die Thatsache, dass nicht alle süsse Stoffe in gleicher Weise wirken, und dass *Limnaeus stagnalis* und *Planorbis corneus* Unterschiede in der Empfindlichkeit gegen die einzelnen Zuckerarten zeigen. Eine 10—20% Lösung von gewöhnlichem Traubenzucker *(Dextrose)* schien beiden angenehm zu sein, Rohrzucker in derselben Konzentration wurde von den meisten *Limnaeen* ebenso eingesogen, schien dagegen *Planorbis* in unangenehmer Weise zu reizen. Für *Planorbis* musste daher Rohrzucker in schwächeren Lösungen genommen werden, wenn die genannten Versuche gelingen sollten. Von 40—50% Rohrzuckerlösung wurde auch *Limnaeus* gereizt, d. h. er zog seine empfindlichen Teile aus dem Bereich der syrupösen Flüssigkeit. Der schwerlösliche und deshalb wenig süssschmeckende Milchzucker wirkte auf die meisten *Limnaeen* nicht anders als Wasser, d. h. er erzeugte gar keine merkbare Reaktion, bei *Planorbis* hatte er denselben Erfolg wie Traubenzucker. *Planorbis* (namentlich *P. carinatus*) scheint also einen etwas empfindlicheren Geschmackssinn zu besitzen als *Limnaeus*. Individuelle Schwankungen machten sich überall bemerkbar, speziell unter den *Limnaeen* befanden sich einige besonders empfindliche Exemplare.

Die Wirkung des Glycerins ist (wie auch bei vielen anderen Tieren) sehr wechselnd, bald wirkt es gar nicht, bald reizt es heftig. Die Reaktion, die auf Zucker erfolgt, beobachtete ich bei Glycerin nur zuweilen, wenn es mit Wasser stark verdünnt war.

Auffallend ist das Verhalten gegen Saccharin, worüber ich schon früher (218 pg. 757) kurz berichtet habe. Es wirkt in ähnlichem Masse abstossend wie Chininsulfat. Die hiebei verwendete Lösung hatte ich mit Hülfe meines Geschmackssinnes so eingestellt, dass sie etwa den Zuckerlösungen an „Süssigkeit“ gleichkam. Dabei ist die Lösung natürlich viel weniger konzentiert, als die Zuckerlösung. Da man dem Saccharin einen etwas bitteren Beigeschmack zuspricht, (welchen ich übrigens nicht bemerke)[1]) versuchte ich durch Zusatz von bitteren Stoffen (Chinin) zu Zucker eine ähnliche Wirkung wie mit Saccharin zu erzielen. Allein wenn ich schon so viel Chinin zugesetzt hatte, dass ich den bitteren Geschmack deutlich bemerkte, wirkte noch immer nur der Zucker auf die Schnecken. Es muss also dem Saccharin eine uns unbekannte Einwirkungsart auf die Geschmacksorgane der Schnecken (und vieler anderer Tiere)[2]) eigen sein.

---

[1]) Ich empfinde vielmehr einen andern, nicht zu beschreibenden, leisen Beigeschmack.

[2]) Der menschliche Neugeborene unterscheidet Saccharin nicht von Zucker; vergl. u. a. die diesbezüglichen Bemerkungen von Lichtenstein, im Journal f. Kinderheilkunde 1893.

Auch Citronensäure konnte ich in geringer Menge dem Zucker (Dextrose) zusetzen, ohne zunächst eine sichtbare Änderung im Verhalten der Schnecken gegen die Lösung zu bewirken. Erst wenn ich den Säurezusatz steigerte, wurde er wirksam, und der Versuch nahm sich dann recht sonderbar aus. Die Säure reizte die empfindlichen Teile des Tieres in unangenehmer, der Zucker in angenehmer Weise: Die Schnecken zogen sich heftig zurück, saugten aber doch mit weit geöffnetem Munde die Lösung ein, in der sie wohl den Zucker bemerken mussten. Kontrolversuche mit Citronensäure in derselben Konzentration, aber ohne Traubenzucker ergaben, dass die abstossende Wirkung auch hier eintrat, das charakeristische Öffnen des Mundes aber ausblieb.

Der saure Geschmack scheint durch den süssen bei diesen Tieren, wie beim Menschen nicht aufgehoben zu werden, wohl aber in beiden Fällen innerhalb gewisser Grenzen das Unangenehme (welches dem Sauren anhaftet) durch das Angenehme compensiert werden zu können.

Bisher habe ich nur davon gesprochen, welche Stellen des Körpers der Sitz der chemischen Sinnesorgane seien. Es erübrigt aber noch eine Betrachtung darüber, welcher Art diese Organe sind. Flemming beschreibt die Sinneszellen der Molluskenhaut ausführlich, und nennt sie ihrer Gestalt[1]) wegen, „Haarzellen". Nach Flemming's Angaben sind gerade an den von mir als empfindliche Teile bezeichneten Stellen, besonders den Fühlern, jene Haarzellen von ihm in Menge gefunden worden, und sie sind dort die einzigen Sinneszellen. Es ist demnach kein Zweifel, dass die Haarzellen die Perceptionsorgane für die angewandten Geschmacksreize darstellen. Sehr auffallend ist nun aber die Thatsache, dass am Rumpf und Mantel die Empfindlichkeit so sehr gering ist, während doch die Haarzellen am Rumpfe zwar spärlicher sind, aber nicht ganz fehlen; und gerade vom Mantelrande gibt Flemming ausdrücklich an, dass die Haarzellen hier besonders reichlich, wie an den Fühlern, sich finden. Es ist also die Annahme nicht zu umgehen, dass die Haarzellen an verschiedenen Körperstellen verschiedene Funktionen haben. Das verschieden zahlreiche Auftreten der Haarzellen an den einzelnen Teilen erklärt für sich allein die Ungleichheit der Empfindlichkeit nicht befriedigend. Die Haarzellen am Kopf und Fühler müssen entweder eine uns unbekannte Eigenschaft besitzen, welche sie für die chemische Sinnesthätigkeit besonders befähigt, und welche wir mikroskopisch nicht erkennen können; oder die Sinneszellen der Kopfteile sind im ganzen empfindlicher, nicht nur für mechanische, sondern auch für chemische Reize. Dass der mechanische Sinn ebenfalls in den Haarzellen seinen Sitz hat, ist wohl zweifellos, und es lässt sich schwer kontrolieren, ob die Tastempfindung in den Kopfhautnerven ebenfalls wie die Geschmacksempfindung verfeinert ist. Mir erscheint es fast noch annehmbarer, dass die Haarzellen, welche Wechselsinnesorgane sind, am Kopfe allgemein empfindlicher sind als am übrigen Körper, als dass sie am Rumpf und Mantel mehr für Tasteindrücke, am Kopfe mehr für Geschmack spezifisch disponiert sein sollten. Wo die Hautsinnesorgane der Mollusken wie am Landschneckenfühler eine specifische Ausbildung für einen bestimmten Zweck, hier das Riechen, erfahren, ist die Änderung im physiologischen Verhalten der Sinneszelle auch morphologisch ausge-

---

[1]) Die Zellen tragen an ihrer Endfläche einen Pinsel von feinen Härchen. Frühere Forscher hatten denselben auch schon gesehen, aber als einzelne Tastborste gedeutet. An frischen Präparaten erhält man in der That ganz diesen Eindruck, wie ich mich wiederholt überzeugt habe. Boll beschrieb diese „Borsten" bei zahlreichen Mollusken, früher schon Claparède bei *Neritina*, Leydig bei *Limnaeus*. Flemming's Angaben sind dann noch von Jobert und Simroth bestätigt worden, sowie neuerdings von G. Retzius mittelst der Golgi'schen Methode.

drückt. Und ich kann nicht glauben, dass Flemming, der sorgfältige Beobachter, eine morphologische Verschiedenheit zwischen den Haarzellen des Fühlers und des Mantels übersehen hätte.

Besser stimmen meine Versuche und Flemming's Befund bei Opisthobranchiern, von welchen ich allerdings nicht mit der von Flemming untersuchten *Eolis exigua* experimentieren konnte, sondern mit verschiedenen anderen Arten. Flemming findet bei *Eolis* die Pinselzellen (Haarzellen) „vorwiegend häufig an den Fühlern, dem Fuss und auch an den Kiemenzöttchen," gerade denjenigen Teilen, welche ich besonders empfindlich fand.

Flemming selbst betrachtet die Haarzellen als Organe des „Gefühlssinnes", und versteht unter diesem das, was man sonst wohl „Tastsinn" nennt, und was ich als „mechanischen Sinn" bezeichnet habe. „Die Wahrnehmung, dass viele *Mollusken* mit den Körperteilen entschieden aktiv tasten, an welchen diese und nur diese Neuroepithelien in besonderer Menge vorkommen, scheint mir keinen Zweifel zu lassen" sagt Flemming. Der Gedanke an Wechselsinnesorgane, also an die Möglichkeit, dass neben dem mechanischen noch der chemische Sinn seine Organe in den Haarzellen haben könnte, scheint Flemming fern zu liegen. Dagegen nimmt derselbe die Perception von Gefühls- und Temperatureindrücken durch ein und dasselbe Organ als möglich an. Dass mir diese Sonderstellung, die man dem Temperatursinne einräumt, nicht berechtigt erscheint, habe ich oben des nähern ausgeführt. Da das Schmeckvermögen der Fühler und Lippen bisher nicht konstatiert war, lag auch die Notwendigkeit nicht vor, diese Sinne in dieselben Organe zu verlegen, wie die übrigen Hautsinne, den mechanischen und thermischen. Vielleicht dürften meine Versuche die Anschauung Flemming's ändern, und den Anlass geben, den Namen Gefühlszellen für die Haarzellen weiter zu fassen, nämlich als Wechselsinnesorgane des mechanischen, thermischen und chemischen Sinnes.

Mit Bezug auf die hier in Frage stehenden Dinge ist noch die wichtige und interessante Arbeit von Simroth (292) zu erwähnen, auf deren Inhalt ich jedoch erst weiter unten bei Besprechung der Landschnecken näher einzugehen gedenke. Nur das will ich schon hier anführen, dass Simroth von Schnecken das Epithel der „Geschmackshöhle" beschreibt und abbildet; er hält diese den Eingang zum Munde bildende Höhle und die angrenzenden Teile der Lippen für das Geschmacksorgan, wie ich nach meinen Versuchen glaube, mit vollem Recht. In einer Anmerkung macht Simroth die folgende interessante Bemerkung (292 pg. 335) „Das durch die Verlegung des Kiefers an den vorderen Mundeingang, resp. die fehlende Hauteinziehung und die beständige Lage der Schlundganglien hinter dem Pharynx bewirkte Fehlen der Geschmackshöhle bei den Wasserschnecken deutet darauf hin, wie sehr die Geschmacksempfindung unserer Tiere der spezifischen Perception der gesamten Körperoberfläche verwandt sein müsse." Auch hierin stimme ich Simroth durchaus zu, nur mit der Einschränkung, dass ich an Stelle der „gesamten Körperoberfläche" die Oberfläche der empfindlichen Teile: Fühler, Mundlappen (Lippen), Fussrand nnd Kopf setzen möchte. Simroth zieht die Möglichkeit, dass auch die Fühler „schmecken" könnten, schon in Betracht, indem er die Beobachtung, dass die Wasserschnecken fremde Gegenstände mit ihren Fühlern bestreichen, darauf bezieht, dass sie vielleicht „mittelst einer chemischen Einwirkung, wie beim Geruch und Geschmack, sich von deren Natur überzeugen wollen."

Während Flemming und Simroth die Frage des Riechvermögens der Wassertiere vorsichtig umgehen, haben Andere den Wasserschnecken unbedenklich Riechorgane zugesprochen, und zwar hat dieses Schicksal das von Lacaze-Duthiers und Spengel ausführlich besprochene Sinnesorgan an der Mündung der Atemhöhle betroffen. Bei zahlreichen kiementragenden Schnecken soll

nach Spengel ein dem genannten homologes Riechorgan neben den Kiemen sitzen. Ich halte diese Hypothose für ganz unhaltbar. Weit eher annehmbar dürfte eine der von Simroth vorgeschlagenen Hypothesen sein, wonach das Organ zur Atmung in Beziehung steht, und das rechtzeitige Öffnen und Schliessen der Atemhöhle besorgen soll. Da wäre dann freilich nach einem Modus zu suchen, wie bei kiementragenden Mollusken die Erklärung einzurichten wäre, bei welchen das Öffnen und Schliessen der Lungenhöhle wegfällt.[1]) Warum ich bei Wasserschnecken schon gar nicht das Lacaze'sche Organ als Riechwerkzeug gelten lassen kann, brauche ich nach dem im allgemeinen Teile meiner Abhandlung Gesagten hier nicht mehr auszuführen. Die Gründe fallen mit jenen zusammen, aus welchen ich bei Wassertieren überhaupt nicht von Riechorganen rede. Aber auch bei Landschnecken kann ich der Bezeichnung Riechorgane für das genannte Gebilde nicht zustimmen. Der Hauptgrund, welcher zur Annahme des Riechorganes an der Atemöffnung führte, ist hinfällig geworden: Man glaubt heute nicht mehr an den unlösbaren Zusammenhang zwischen Riechen und Atmen. Die Lage des Riechorganes in den Fühlern bei den Insekten, welche heutzutage wohl allgemein anerkannt ist, hat dieses anscheinende „Gesetz" durchbrochen. Ja selbst für den menschlichen Organismus, von welchem jenes Gesetz herübergenommen war, ist es nicht zutreffend. Nicht das Riechen beim Atmen scheint mir das wichtigste, sondern das Wahrnehmen von Gerüchen, welche während des Verweilens der Speisen im hinteren Mundhöhlenraum durch die Choanen in die Nase dringen. Wollte man aber selbst annehmen, die Wahrnehmung von Gasen oder Dämpfen, welche den Atmungswerkzeugen unzuträglich sind, sei besonders wichtig für die Tiere, so würde dies doch bei den kleinen Tieren, wie es die Schnecken sind, deshalb nicht ins Gewicht fallen, weil die absolute Distanz zwischen Lunge und Riechorgan selbst dann eine geringe bleibt, wenn letzteres am Kopfe sitzt. Die Luft in 2 cm Abstand von der Lungenmündung wird nicht besser und reiner sein, als die etwa verunreinigte in unmittelbarster Nähe derselben; die verunreinigenden Stoffe werden also auch die Riechorgane am Kopfe noch treffen.

Viele Säugetiere haben wenigstens den Vorteil von der Vergesellschaftung von Riech- und Atemorgan, dass sie durch willkürliches Schnüffeln dem Riechorgane aktiv den Riechstoff reichlich zuführen können. Wie aber sollten wohl die Schnecken mit ihrer sog. Lunge das fertig bringen?

Zum Überfluss habe ich mich noch überzeugt, dass die Atemhöhle der Schnecken (auch der Wasserschnecken) und ganz speziell ihre Mündung gegen chemische Reize hervorragend unempfindlich ist. Dampfförmige und flüssige Reizstoffe bleiben hier gleichermassen ohne Wirkung. Ich kann noch weitergehen und sagen, dass ich bei keinem Weichtiere durch meine Versuche etwas auffinden konnte, was nur im mindesten für die chemische Sinnesthätigkeit des

[1]) Wenn ich nun schon einmal unbewiesene Hypothesen in dieser Frage berührt habe, so möge gesagt sein, dass man vielleicht auch daran denken könnte, die Überladung des jenes Organ berührenden Mediums (Wasser oder Luft) mit Kohlensäure infolge der Atmung könnte reflektorisch die Atmungsthätigkeit in irgendwelcher Weise anregen. Das Wirbeltier besitzt einen solchen Apparat in der *Medulla oblongata,* und sein adäquater Reiz ist ein chemischer, vermittelt durch das kohlensäurereiche, sauerstoffarme Blut. Sauerstoffmangel oder Kohlensäurevermehrung könnte auch den adäquaten Reiz für das Lacaze-Spengel'sche Organ bilden. Die Thätigkeit jenes Organes wäre dann kaum mehr unter die Sinne zu rechnen. Dass beim Wirbeltiere die Lage des den Reflex vermittelnden Organes im Centralorgan, bei den Schnecken in der Peripherie liegen würde, dürfte kein Grund gegen diese Hypothese sein, da die Centralisierung des Nervensystems anerkanntermassen bei den Wirbellosen viel weniger fortgeschritten ist, als bei Wirbeltieren.

Ich möchte übrigens diesen Gedanken nicht als meine Theorie hingestellt wissen, habe ihn vielmehr nur ausgesprochen, um zu zeigen, dass sich gegen die Riechorganhypothese leicht andere stellen lassen, welche die Vergesellschaftung des in Rede stehenden Sinnesorganes mit den Werkzeugen der Atmung so gut oder besser wie jene erklären.

Lacaze-Spengel'schen Organes sprechen könnte. Wohl aber habe ich bei jedem untersuchten Weichtiere Stellen gefunden, die an chemischer Reizbarkeit der übrigen Haut, eingeschlossen das Lacaze-Spengel'sche Organ, weit voranstanden.

Ausser im Lacaze'schen Organ hat man das Riechorgan der Wasserpulmonaten noch an anderer Stelle finden wollen. So berichtet Milne Edwards darüber folgendes: „Ainsi chez les Planorbes et les Physes il [das Geruchsorgan] consiste en une fossette en forme de gouttière située au côté externe de l' élargissement basilaire des tentacules. De la portion des ganglions cérébroïdes à laquelle Lacaze-Duthiers à donné le nom de „lobule de la sensibilité spéciale" un nerf particulier envoie au fond de ce sillon une branche, dont les filets terminaux y représentent des renflements tuberculiformes, qui y produisent des punctations blanchâtres. Chez les Limnées où cette dépression n'existe pas, il est représenté par un espace blanchâtre de forme triangulaire.. Cette surface probablement olfactive est difficile à voir, à moins que l' animal ne soit mort et arrivé à un certain degré de décomposition."

Beweisende Versuche fehlen. In sofern wird die Annahme Milne Edwards's richtig sein, als die genannte Stelle wohl dem chemischen Sinnesorgane zugehört, aber dem Geschmacke, nicht dem Geruche dienen wird. Sie ist eben ein Teil der geschmacksempfindlichen Kopfhautpartieen.

Meeresschnecken.

Litorina litorea der Nordsee weicht nicht merklich von unseren Süsswasserschnecken ab, was die chemische Reizbarkeit anbetrifft. Süsswasser ist für ihre empfindlichen Teile ein ziemlich heftiger Reiz.

Nassa reticulata ist ausserordenlich unempfindlich, besitzt dabei eine feste derbe Haut. Auch die Fühler und der lange Sipho reagieren nur auf starke Reizungen.

Janus cristatus ist dagegen äusserst empfindlich für die schwächsten chemischen Reize; besonders stark ist die Reaktion bei Reizung der Fühler, des Mundes, sodann der Kiemen und des Fussrandes. Ganz ähnlich bei *Doris.*

Pleurobranchaea Meckelii zeigt hochgradige Empfindlichkeit. Unter dem Einflusse kleiner Mengen schwacher Chinin- und Vanillinlösungen bildet sich an der getroffenen Hautstelle sofort eine lokale Kontraktion der schwammig weichen Haut, worauf langsam eine Reaktion des ganzen Tieres folgt. Die Fühler lösen, alle vier in gleichem Masse, eine stärkere Gesamtreaktion aus, wenn der Reiz sie trifft.

Aplysia punctata wird von schwacher Chininlösung am grössten Teile des Körpers nur schwach gereizt, es erfolgt lokale Kontraktion der Haut, welche stets auf die Reizstelle beschränkt bleibt. Stärker reizt Chinin am freien Mantelrande, ferner an der Haut des Kopfes, noch stärker an den oberen (hinteren) Fühlern, ausserordentlich stark an den unteren Fühlern. Vanillin reizt überall stärker als Chinin. Es scheint, dass bei den letzterwähnten zwei Meeresschnecken, insbesondere bei *Pleurobranchaea*, die gesamten Hautsinneszellen die chemische Sinnesthätigkeit ausüben können, welche bei unseren Süsswasserschnecken auf die Kopfteile und den Fussrand beschränkt ist. *Aplysia* nähert sich den Süsswasserschnecken einigermassen. Ohne Zweifel stellen die Fühler eigentliche äussere Geschmacksorgane dar. Tastfunktion ist für einen Teil der Fühlerfläche ohne weiteres auszuschliessen, da diese dütenartig eingerollt ist. Dadurch erscheinen die Fühler zu Organen des chemischen Sinnes sehr geeignet, was zu den Versuchen stimmt.

Irgend welche Anziehungsreaktionen konnte ich bei Meeresschnecken nicht erzielen.

Landschnecken.

Ich experimentierte hauptsächlich mit *Helix hortensis* und *Helix nemoralis*, einigemale auch mit *Succinea amphibia* und *Limax agrestis*.

Das Riechorgan der Landpulmonaten hat man an die verschiedensten Stellen verlegt, und noch heute herrscht keine Einigkeit in dieser Frage.

Cuvier hielt die ganze Hautfläche der Schnecken für das Riechorgan, etwas modifiziert hat Simroth diese Anschauung aufgenommen.

La Pluche, Valmont de Bomare, Blainville und Spix sahen das Riechwerkzeug in dem vorderen Fühlerpaar, Abbé Dupuy, Lespès, Moquin-Tandon, Chatin, Jourdan in den hinteren augentragenden Fühlern, Velten und Flemming in beiden Fühlerpaaren.

Dubois bezeichnet als die am meisten für Gerüche empfindlichen Teile die hinteren Fühler, nächst diesen die vorderen, hält aber auch die Haut für empfindlich genug, um von einem Riechvermögen derselben zu sprechen.

Carus sucht das Riechwerkzeug an der Atemöffnung, eben dort liegt auch das Lacaze-Spengel'sche Riechorgan, welches auch Plate anerkennt. Simroth spricht von einem Riechorgan, das in der Nähe der Atemöffnung bei *Parmacella* liegt.

Treviranus hält es für wahrscheinlich, dass die Mundschleimhaut zum Riechen diene, Bronn und Semper, welchen auch Flemming eine Zeitlang zugestimmt hatte (101 pg. 440), sagen ähnliches von dem sog. Semper'schen Organ, einem „lappigen Organ neben und unter dem Mundrande.“ Die Fussdrüse wurde ebenfalls mit jener Funktion betraut, und zwar von Deshayes und Sochaczewer. Auch Leydig lässt die Schnecken mit dem Fusse riechen, speziell mit dessen vorderem Ende.

Wir haben, wie man sieht, eine hübsche Sammlung von Hypothesen über den Sitz des Geruchsorganes; und damit sind noch nicht einmal alle die Forscher namhaft gemacht, welche sich über den Sitz des Geruches ausgesprochen haben, vielmehr habe ich nur von jeder Richtung einen oder einige Vertreter genannt.

Die Anschauung, die ich mir aus meinen Versuchen und der Übersicht der Litteratur gebildet habe, stimmt mit keiner der genannten so recht, sie steht am nächsten der von Dubois. Ich halte mit Velten und Flemming beide Fühlerpaare für Riechorgane, bin aber mit Simroth der Ansicht, dass die Sinnesthätigkeit der Fühler derjenigen der übrigen Haut nicht scharf abgetrennt gegenübersteht, dass vielmehr ein gewisses Riechvermögen auch anderen Teilen zukommt. Bei meinen Versuchstieren waren es speziell die Lippen, überhaupt der Vorderkopf und der Vorderrand des Fusses. Auch der Geschmackssinn ist nicht streng auf die Mundhöhle beschränkt, sondern ist in den Lippen und in geringerem Maase am Fussrande nachzuweisen.

Dubois' Resultate, an Helix pomatia gewonnen, sind: (75 pg. 66.)

„1) Les grands tentacules sont plus sensibles que tous les autres points du tégument.

2) La sensibilité des petits tentacules aux divers excitants olfactifs, bien que très générale encore est néanmoins plus restreinte et moins vive que celles des grands.

3) La sensibilité olfactive du reste du tégument cutané externe n' est évidente que pour un nombre très restreint d'excitants (vapeur de benzine, de nitrobenzine, par exemple) et est beaucoup moins vive pour ces mêmes agents que celles des tentacules.

4) Dans les grands tentacules, la sensibilité n'est pas localisée seulement à leur extrémité: elle est seulement plus vive en ce point que dans le reste de l'appendice."

Meine zahlreichen Versuche haben mir fast ganz dasselbe ergeben, nur zu 3) muss ich eine Bemerkung machen. Die Vorderkopfteile, speziell die Lippen und die Mundgegend sind auch für mässige Riechreize recht empfänglich. Sie sind kaum weniger empfindlich als die kleinen Fühler, nur fällt ihre Reaktion, der Erfolg des Reizes viel weniger auf, als bei den Fühlern; während diese sich rasch einstülpen oder wegwenden, ist nur bei sorgfältiger Beobachtung eine leichte Bewegung der Lippen zu bemerken, übrigens schon wenn ein Riechstoff in ziemlicher Entfernung sich befindet. Ich glaube nicht, dass die Schnecke mittelst des Riechvermögens der Lippenhaut auf grössere Entfernung ihrer Nahrung nachgehen würde, vielmehr werden wir es hier mit „Riechtasten" zu thun haben.

Ich habe Anziehungsreaktionen bei Schnecken nicht in deutlicher Weise erzielen können. Käse, den Moquin-Tandon als eine gern genommene Speise angiebt, verschmähten meine Schnecken stets. Ich habe verschiedene Sorten verwendet, stärker riechende wurden geflohen, schwach riechende zwar nicht geflohen, aber nicht angebissen. Nur wenn letztere Käsearten mit Zuckerlösung bestrichen waren, konnte ich sicher darauf rechnen, dass die Schnecken ihn anbissen und längere Zeit benagten, wenn ihre Lippen zufällig das im Wege liegende versüsste Stückchen berührten. Ebenso geschah es, wenn ungeniessbare Stoffe (Filtrierpapier) mit Zuckerlösung bestrichen waren. Saccharin und Chinin reizten den Fussrand, so dass er sich etwas zurückzog und wirkten auch am Munde abstossend, damit benetzte Gegenstände verliessen die Schnecken augenblicklich, wenn sie dieselben berührt hatten.

Ein mehrfach citiertes und recht verschieden beurteiltes Experiment ist das von Velten schon vor langer Zeit angestellte. Schnecken mit Fühlern reagierten durch Einstülpung der Fühler prompt auf die Annäherung riechender Stoffe (Weingeist, Terpentinöl, Petroleum) und wussten Tropfen solcher Stoffe zu vermeiden. Das geschah auch noch, wenn ein Fühlerpaar entfernt war; beider Fühlerpaare beraubt, krochen die Schnecken jedoch blindlings in die riechende Flüssigkeit hinein.

Flemming's Urteil über dies Experiment ist: „Dieser Art der Beweisführung zolle ich die vollste Anerkennung." (99 pg. 468.) Weniger anerkennend spricht sich Simroth (292) aus, der die, wie mir scheint, etwas sonderbare Anschauung verficht, in diesen Fragen dürfe man auf das physiologische Experiment für die Entscheidung nicht zu viel Gewicht legen, es dürfe sich nur in den allerweitesten Grenzen bewegen. Ich kann das Velten'sche Experiment übrigens nicht bestätigen, vielleicht weil ich nicht mit Helix pomatia, sondern der empfindlicheren Helix hortensis experimentierte. Meine Tiere vermieden (einige Tage nach der Amputation beider Fühlerpaare) Tropfen ätherischer Öle fast stets, umgingen sie oder erhoben sich über denselben in die Höhe. Am sichersten gelang der Versuch mit kleinen Stückchen Campher oder Naphthalin. Diese wurden, obwohl sie sicherlich nicht ätzend und brennend wirken, von den fühlerlosen Tieren nie berührt, vielmehr hob sich der Vorderkörper in charakteristischer Weise in die Höhe, wobei deutlich zu bemerken war, dass auch der Fussrand den Reizstoff floh. Man könnte hier fast an Riechfunktion der Fussdrüse denken, wenn nicht auch der hintere Teil des Fusses ebenso sicher reagierte, wie der vordere. Ausserdem spricht Moquin-Tandon's Versuch dagegen, bei welchem Cauterisation des Fusses das Riechvermögen nicht aufhob.

Moquin-Tandon hat die ebenfalls vielcitierte Beobachtung gemacht, dass Schnecken, die der Ommatophoren beraubt und längere Zeit unter einem Blumentopf gehalten wurden, nach der Vernarbung der Wunde ihre Lieblingsspeisen nicht mehr zu finden wussten. Simroth meint, darüber könne man sich bei den ungünstigen Verhältnissen, in denen die Schnecken sich befunden hatten, nicht wundern, und der Versuch sei für die Riechfunktion der Ommatophoren nicht beweisend. Ich finde

es im Gegenteil sehr wunderbar, dass die Tiere nicht reagierten, die der Experimentator sonst so geschickt zu ködern wusste, denn erstens besassen die Tiere noch die vorderen Fühler, und zweitens pflegen in einigen Monaten die Fühlerstümpfe schon einen hohen Grad von Riechvermögen wieder erlangt zu haben, zu einer Zeit, wo makroskopisch eine Regeneration des Auges noch nicht zu erkennen ist. Gefangene Schnecken sind viel weniger leicht zum Fressen zu bringen, als gefangene Insekten, sie ertragen Nahrungsmangel sehr viel länger ohne Schaden; hiermit dürften wohl die ungleichen Resultate zu erklären sein, welche die einzelnen Experimentatoren erhielten. Wenn eine Schnecke eine vorgesetzte Speise nicht in Angriff nimmt, ist dies kein so sicherer Beweis dafür, dass sie die Speise nicht wahrnahm, wie wenn etwa eine Fliege Honig verschmäht. Die Schnecken sind zu diesem Versuche nicht gierig genug.

Der Deutung des Semper'schen Organs und der Fussdrüse als Riechwerkzeuge brauche ich hier nicht besonders zu widersprechen, sie sind auf zu schwache Argumentationen gestützt, und scheinen mir durch das vorliegende Material an Versuchen alter und neuer Zeit unhaltbar gemacht. Nähere Betrachtung verdient indessen die Auffassung Simroth's in unserer Frage, welcher Forscher dadurch eine gewichtige Stimme in diesen Erörterungen hat, dass er nicht allein die Riechorgane, sondern zusammenhängend die Sinnesorgane der Mollusken bearbeitet hat. Simroth's Anschauung ist gekennzeichnet in den Worten (292 pg. 333): „Ich nehme [daher] an, dass die gewöhnliche typische Sinneszelle der Haut jene chemischen Einwirkungen, wie sie dem so verwandten Geruch und Geschmack zu Grunde liegen, in einer noch unaufgelösten Formel im allgemeinen zum Bewusstsein bringt, dass sie aber noch zu wenig verfeinert ist, um einen mechanischen Reiz durch Berührung sogleich als Schmerz zu empfinden, welcher Reiz vielmehr nach Analogie eines geringen Kitzels immerhin durch Localisierung auf die betreffende Hautstelle eine Anschauung von dem fremden berührenden Körper hervorbringen mag." [1]) Der hier zu Grunde liegende Gedanke fällt, wie man leicht sieht, beinahe zusammen mit demjenigen, auf welchem diese meine Abhandlung beruht, mit der Theorie der Wechselsinnesorgane. Durchaus auf dem Boden der Morphologie und Histiologie vorgehend, trifft hier Simroth mit dem zusammen, was ich auf experimentellem Wege abgeleitet habe. Differenzen freilich ergeben sich sofort bei Betrachtung der Einzelheiten, und zwar dadurch, dass Simroth den Wert des Experimentes so gering achtet und seine Verwendung verschmäht. Er hätte sonst finden müssen, dass für unsere einheimischen Mollusken nicht die Behauptung aufrecht zu halten ist, die ganze Haut sei ein chemisches Sinnesorgan. [2]) Ich muss auf den oben aufgestellten Satz zurückkommen: Prüft man die chemische Reizempfindlichkeit der Haut eines Tieres, so ist positiver Ausfall des Versuches nicht sicher beweisend für Existenz eines ächten Riech- bezw. Schmeckorganes, negativer Ausfall aber beweist das Fehlen eines derartigen Organes an der geprüften Stelle fast sicher. Wenn auch Simroth behauptet, die Gleichartigkeit der Sinneszellen an den verschiedenen Hautteilen beweise Identität der Funktion, so muss ich dem gegenüber aufrecht erhalten, dass wir nicht über die Annahme hinauskommen, die

[1]) Ferner durch die Stelle: Man bekommt „den Gesamteindruck, als wenn die Schneckenhaut als Sinneszellen tragende Schleimhaut durchweg den chemischen Wahrnehmungen zugänglich wäre, um eine verstärkte Sensibilität des Geruchs oder Geschmacks an einzelnen Stellen durch Häufung der Nervenenden herauszuarbeiten. So wäre in den Fühlern und der Umgebung des Atemloches eine Steigerung der allgemeinen Geruchsempfindung der Haut zu suchen.

[2]) Als ein Curiosum kann ich hier den Einwand anführen, mit welchem Sochaczewer gegen Cuvier's Anschauung von dem Riechvermögen der Haut zu Felde zieht. Genannter Autor meint, wenn ein solches bestände, könnten die Schnecken nicht erkennen, aus welcher Richtung der Geruch herkomme. Ähnliche Schwächen finden sich in Sochaczewer's Arbeit mehrfach.

Sinneszellen seien am einen Orte entweder nur für chemische Reize empfänglicher als am anderen, oder am ersteren Orte für sämtliche Reizarten empfindlicher als am letzteren. Ihre Natur als Wechselsinnesorgane bleibt dabei gewahrt.

Für Simroth's Auffassung wie für die meinige würde es nichts auffallendes und unbegreifliches haben, wenn die Sinneszellen der Haut auch einmal an einer anderen Stelle als am Kopfe durch besonders zahlreiche Anhäufung und eine spezifische Disposition ein wirkliches Riechorgan bilden würden, so z. B. an der Atemöffnung. Die Thatsache, dass an dieser Stelle das sog. Lacaze'sche Organ, also eine Kongregation von Sinneszellen sich findet, genügt für Simroth und andere, um jene Stelle für ein Riechorgan der Landpulmonaten zu erklären. Ich finde dies ganz ungenügend begründet. Wenn ein physiologischer Grund dem morphologischen zu Hilfe käme, könnte man unbedenklich zustimmen, aber das ist nicht der Fall. Simroth glaubt zwar einen solchen zu haben. Er führt die Beobachtung Cuvier's an, welcher sah, dass Schnecken aus ihrem Gehäuse hervorkamen, wenn eine Speise davorgelegt wurde. Da nun die Atemöffnung auch bei ins Gehäuse zurückgezogenen Schnecken frei liegt, nimmt Simroth an, dass nur diese der Sitz des hiebei in Wirksamkeit tretenden Geruchssinnes sein könne. Mehr als zur Zeit der Abfassung seiner grossen Schrift über die Sinnesorgane unserer einheimischen Mollusken scheint Simroth jetzt, oder wenigstens zur Zeit der Veröffentlichung der Arbeit über das Geruchsorgan von *Parmacella*, der Ansicht zuzuneigen, dass das Lacaze-Spengel'sche „Riechorgan" diesen Namen wirklich verdiene. Die alte Cuvier'sche Beobachtung scheint die Hauptstütze dieser Anschauung zu sein. Meiner Ansicht nach ist diese Stütze schwach, denn, so viel ich weiss, ist Cuvier's Beobachtung nicht wiederholt und bestätigt worden, und sie konnte daher leicht auf einem Zufalle beruhen. Ich habe sie nie bestätigen können. Über die *Parmacella*, an welche Simroth speziell seine Erörterung über den Sitz des Geruches geknüpft hat, fehlen mir Erfahrungen, möglicherweise mag jenes Organ bei ihr wirklich dem Geruche dienen; sicherlich ist bei *Helix, Succinea* und den Wasserpulmonaten der chemische Sinn nicht an die Atemhöhle gebunden.

L. Plate beschreibt neuerdings bei *Testacella* das Geruchsorgan sogar „in dem hintersten Winkel der Atemhöhle"! Und diese seltsame Behauptung wird ohne Versuch eines Beweises aufgestellt, mit souveräner Verachtung aller Versuche, mit denen sich frühere Forscher abgemüht haben. Dass die meisten übrigen Landpulmonaten jenes Geruchsorgan nicht besitzen, erklärt Plate in der Weise, dass er sagt, diese von vegetabilischer Nahrung lebenden Tiere bedürfen nicht eines so feinen Geruchssinnes wie die *Testacellen*, welche Regenwürmer in der Erde grabend verfolgen, wobei die empfindlichen Fühler (welche Plate nebenbei auch als Riechwerkzeuge gelten lässt) nicht ausgestülpt, also nicht funktionsfähig bleiben können. Dass die Wasserschnecken ein so wohl entwickeltes Riechorgan (?!) haben, kommt nach Plate daher, dass sie gegen Verschlechterung des Wassers sehr empfindlich sind, also diese beizeiten wahrnehmen müssen. Eine Schwierigkeit bietet die der *Testacella* nahestehende *Daudebardia*, welcher das Organ ganz fehlt. Plate erklärt diesen misslichen Umstand höchst einfach so: Die *Daudebardia* hat lange Zeit vegetabilische Nahrung genossen, dabei ist ihr Riechorgan geschwunden. Die Angewöhnung an animalische Nahrung ist erst jungen Datums, das Organ noch nicht wieder entwickelt! Solche Argumentationen bedürfen keiner Widerlegung!

Nachdem ich so die Gründe besprochen habe, welche ich für meine Ansicht, dass die vier Fühler der Schnecken deren wichtigste Riechorgane seien, anführen kann, erübrigt es noch, einige Bemerkungen über den feineren Bau des Riechorganes zu machen, soweit wir denselben kennen. Es ist dies vor allem nötig, um einige irrtümliche Angaben richtig zu stellen, welche E. Jourdan wie so häufig in seinem Buche über „Die Sinne und Sinnesorgane der niederen Tiere", so auch in dieser Frage sich hat zu Schulden kommen lassen. Zunächst ist es nicht richtig, wenn Jourdan mit Bezug auf Flemming's histiologische Arbeiten sagt, die Sinneszellen des Fühlerknopfes besitzen keine Eigentümlichkeiten, welche sie von den übrigen Sinneszellen der Haut trennen. Jourdan sagt u. A.: (152a pg. 196) Es fehlen den Fühlergeruchsorganen der Landschnecken daher bestimmte anatomische Eigenschaften. Ohne Zweifel kann die Fühlerspitze als eine besonders reich innervierte Stelle angesehen werden, aber es gibt hier keine anatomische Erscheinung, die man nicht auch anderwärts bei den Schnecken wahrnehmen könnte."

Das stimmt schlecht mit der Quelle, aus welcher Jourdan geschöpft hat. Flemming berichtet (99 pg. 446), dass die sonst warzige Haut am Fühlerknopfe ganz glatt wird; „und zugleich sieht man auf den ersten Blick, dass hier ein eigentümliches Epithel beginnt. Auch makroskopisch sticht die Knopfoberfläche vermöge ihres durchscheinend graugelben Aussehens und ihres eigenen matten Glanzes von den übrigen Hautstellen ab. Mikroskopisch — — — fällt zunächst die äusserst starke Cuticula auf; sodann die dicht gedrängte Aneinanderlagerung der Zellen" u. s. f. Die Schleimdrüsen der übrigen Haut fehlen am ganzen Fühler, die Farbstoffdrüsen wenigstens am Knopfe. Nur Becherzellen finden sich von drüsigen Gebilden. Weiterhin schreibt Flemming (pg. 461): „Die oberen und unteren Fühler der Landpulmonaten, auch anatomisch sehr abweichend gebaut, werden versorgt von einem Nerven, welcher relativ mindestens viermal stärker ist, als bei den Fühlern der Wasserschnecken. Dieser Nerv tritt in den Fühlerendknopf, mehr als achtmal mächtiger als der an ihm entspringende Nerv. opticus, nimmt eine mächtige und eigentümliche Ganglienausbreitung und seine Fasern endigen zwischen einem besonders geformten Epithel, in Sinneszellen, welche durch ihre Kleinheit und ihr auf die Fühlerendplatte lokalisiertes Vorkommen wesentlich von den Haarzellen abweichen."

Die Gestalt der gewöhnlichen Hautsinneszellen ist von derjenigen der Nervenendorgane des Fühlerknopfes so verschieden, dass Flemming anfangs Bedenken trug, beide gleich zu benennen, und letztere als „Endkölbchen" bezeichnete. Es sind also Unterschiede genug vorhanden, welche es verständlich machen, dass die Geruchsempfindlichkeit der Fühlerknöpfe so weit von derjenigen der Haut abweicht.

Die Geruchsempfindlichkeit der Mundgegend und Lippen dürfte darauf beruhen, dass hier das Geschmacksepithel gereizt wird, was auch normaler Weise, beim Riechen aus nächster Nähe vorkommen wird. Dass auch diese Gegend ein Epithel besitzt, welches von dem der Haut im übrigen sich unterscheidet, geht aus Simroth's Schilderung hervor. (293 pg. 321.)

Nehmen wir noch hinzu, dass in dem stets schleimbedeckten Fussrande nach Flemming die Sinneszellen der Landschnecken denen der Wassermollusken gleichen, so haben wir an sämtlichen chemisch besonders empfindlichen Stellen ein vom gewöhnlichen Hautsinnesepithel abweichendes Epithel (Fühlerknöpfe, Mundteile, Fussrand). Es stimmen also Experiment und histiologischer Befund in diesem Falle recht gut, jedenfalls viel besser als bei den Wasserschnecken, wo nach Flemming die geschmacksempfindlichen Fühler dasselbe Sinnesepithel tragen wie der unempfindliche Mantel.

Mit Beziehung auf die eben citierten Stellen aus Jourdan und Flemming will ich noch

anführen, dass **Jourdan** in seiner Fig. 24 „das Fühlerende einer Weinbergsschnecke" abbildet, und im Text darauf als auf einen **Längsschnitt**, genommen von einem **augentragenden Fühler** hinweist, „nach **Flemming**." Bei **Flemming** stellt die Figur (Fig. 11) einen **Querschnitt** durch den **Stiel** des **kleinen augenlosen Fühlers** dar! Also Punkt für Punkt das Gegenteil! Auffallend ist es auch, dass **Jourdan** die hervorragenden Arbeiten von **Simroth** offenbar gar nicht kennt, daher das einzige, was er über Geschmacksorgane der Mollusken anzuführen weiss, die Abhandlung **Flemming's** über geschmacksknospenartige Gebilde an Molluskentastern ist. Die Schmeckfunktion dieser Knospen ist in der That recht wahrscheinlich, wenn ich auch gerade in der Knospenform des Sinnesepitheliums an genannten Orten keinen Beweis für das Schmeckvermögen sehen möchte.

Lamellibranchiaten.

Zu Versuchen verwendete ich *Mya arenaria, Pholas dactylus, Psammobia vespertina, Capsa fragilis, Lima hians, Cardium tuberculatum, Venus gallina* und *verrucosa, Cytherea chione, Tellina nitida* und *complanata.*

Selbst den Muscheln sagt man nach, sie besässen Geruchs- und Geschmacksorgane. Ich glaube, es ist ohne weiteres klar, dass diese Angabe sehr cum grano salis aufzunehmen ist. Als ächte Wassertiere besitzen sie gewiss keine ächten Riechorgane. Aber auch ihr Geschmackssinn wird von dem der anderen Tiere ziemlich verschieden sein. Bei einer Muschel, die ihr Leben lang ruhig im Sande steckt, ihren Sipho ausstreckt und durch den Wimpernstrom sich die Nahrung unzerkleinert, wahllos zuführen lässt, werden die Anforderungen an ein Geschmacksorgan wesentlich andere sein, als bei einem Tiere, welches seine Beute sucht, verfolgt, packt, zerkleinert. Fast ausschliesslich wird sich die Bedeutung des chemischen Sinnes bei diesen Muscheln (deren Vertreter unter den obengenannten *Pholas, Mya* und *Capsa* sind) darauf beschränken, bei allzustarker Verunreinigung des umgebenden Wassers zu veranlassen, dass der Sipho geschlossen, bez. eingezogen wird. Anders liegt die Sache bei Muscheln, welche wie *Psammobia, Lima, Cardium etc.* lebhafter Ortsbewegung fähig sind. Bei diesen ist es sogar möglich, dass sie mittelst ihres chemischen Sinnes Örtlichkeiten aufsuchen, welche reichere Ausbeute an Nahrung versprechen.

Ich habe den Eindruck gewonnen, dass namentlich bei Muscheln der letzteren Art der chemische Sinn sehr empfindlich, jedoch nicht auf einzelne bestimmte Stellen beschränkt ist, wie solche als Geruchsorgane, Abdominalorgane u. s. f. beschrieben sind. Vielmehr sind es grosse Strecken der Haut, welche mit einem empfindlichen Schmeckvermögen begabt sind.

Bei der sehr lebhaften *Psammobia vespertina*, welche ich in Neapel in grösserer Zahl untersuchen konnte, sind die Siphonen in ihrer ganzen Länge, und ebenso der ganze Fuss, selbst für sehr schwache Reize, die keineswegs ätzend wirken (Vanillin, Cumarin, Chinin hydrochlor., Strychnin etc.) empfindlich. Die genannten Teile zucken, von einer solchen Lösung bespült, momentan zurück. Zuweilen sucht das Tier durch rasches heftiges Ausstossen des Fusses zu entfliehen, in anderen Fällen klappt es einfach die Schalen zu. Der zwischen den Schalen vortretende Mantelteil ist so wenig reizbar, dass man ihm Schmeckvermögen völlig absprechen kann. Es sind also nur die Teile, welche mit der Aussenwelt besonders viel in Berührung kommen, an denen sich Schmeckvermögen nachweisen lässt.

Auffallend war mir die ganz schwache Wirkung von Rosmarinöl-Wasser und Kreosot-Wasser,

welche sonst so heftig reizen, und namentlich nicht hinter dem Vanillin zurückzustehen pflegen. Ich weiss mir diese Ausnahme von der Regel nicht zu deuten.

Saccharin ist, wie bei den meisten Seetieren, und in schroffem Gegensatze zu vielen Süsswassertieren, wirkungslos, ebenso natürlich Zucker.

Bei *Lima hians* sind ganz vorzugsweise die Fäden am Mantelrande empfindlich, etwas weniger der Fuss, noch weniger der freie Mantel. Auf Reizungen entflieht das Tier mit raschen Schwimmbewegungen.

Capsa fragilis hat kurze Siphonen, so dass es nicht festzustellen ist, ob sie in ihrer ganzen Länge oder nur an der Mündung reizbar sind.

Mya arenaria erhielt ich aus dem Watt bei der Insel Sylt. Der Sipho ist hier verhältnismässig sehr lang. Im Gegensatze zu *Psammobia* ist die Aussenfläche des Sipho durch mässige Reize (Chinin) nicht erregbar. Hiermit stimmt die Thatsache, dass die Bekleidung des Sipho nicht wie dort zart und glatt, sondern ziemlich derb und fest ist. Dagegen zeigt der fransenartige Tentakelbesatz beider Siphoöffnungen hohe Empfindlichkeit. Gegen mechanischen Reiz ist der ganze Sipho empfindlich, da dieser die Haut durchdringt. Der Sipho kann lange nicht so rasch eingezogen werden wie bei *Psammobia* und *Capsa*.

Der Mantel zwischen den Schalen ist wenig reizbar.

Von Interesse ist, was R. Dubois (74 pg. 973) über Reizungen bei *Pholas dactylus* berichtet: „Si l'on place verticalement, dans une éprouvette remplie d'eau de mer, une Pholade (Pholas dactylus), elle ne tarde pas à allonger son siphon. L'orifice du conduit aspirateur s'ouvre bientôt par l'épanouissement des tentacules, comme la corolle d'une fleur. Si à ce moment on laisse tomber par l'orifice du siphon une goutte d'un liquide insipide pour le Mollusque, plus dense que l'eau de mer, légèrement coloré pour suivre facilement sa marche et chargé d'une substance sapide déterminée (gentiane, strychnine, acide citrique, essence de girofle etc.), on voit d'abord lès tentacules se replier vers le centre de l'orifice du siphon, puis une première contraction lente, fibrillaire, se produire, suivie au bout d'un temps variable d'une seconde contraction, celle-ci brusque, violente, ne ressemblant en rien á la première . . . . “

Diese Beobachtung kann ich durchaus bestätigen. Die gleiche Art der Reaktion bemerkte ich bei *Capsa* und *Psammobia*, sie ist auch übereinstimmend mit der Reaktion der Randfäden von *Carmarina hastata*, des Mundrandes von *Beroë*, der Haut mancher Schnecken und Würmer u. s. f.

Dubois fährt fort: „Si l'on cherche quel est le siège de la sensation gustative en déposant directement des traces de substances sapides sur les différents points du corps de l'animal, on remarque d'abord, contrairement à ce qu'on aurait pu supposer, que les grands palpes qui entourent la bouche du Mollusque ne sont pas sensibles à ce genre d'excitant. Il en est de même pour les autres points du corps, sauf pour la paroi externe et interne du manteau, y compris la membrane contractile qui réunit en avant les deux valves. Les plaques et les cordons de Poli, organes de sécrétion, sont très peu sensibles.“

Dubois beschreibt nun näher die Art der Reaktion des Sipho bei chemischer Reizung. Zuerst bildet sich eine leichte oberflächliche Einsenkung, „résultat d'une contraction lente des segments contractiles du système avertisseur.“ Die Einsenkung vergrössert sich, dann nach einer nach der Reizstärke wechselnden Zeit erfolgt eine plötzliche heftige Zusammenziehung der Längsmuskulatur. „C'est un phénomène indiquant nettement que les ganglions, d'où émanent les nerfs qui vont aux grands muscles moteurs du siphon ont été avertis des mouvements périphériques

du système avertisseur. Si ce premier mouvement n'existe pas, il n'y a pas de contraction réflexe."

Dubois hat nämlich in einer früheren Arbeit (77) die Ansicht ausgesprochen, dass die Reaktion des Sipho von *Pholas* auf Lichteinwirkung sich zusammensetzt aus der Zusammenziehung zweier Muskelsysteme, deren eines als „appareil avertisseur" bezeichnet wird und die Zusammenziehung des anderen Systems erst secundär veranlassen soll. Unter der Cuticula liegen pigmentierte Epithelzellen, welche in direktem Zusammenhange mit Muskelfibrillen stehen (also eine Art Neuromuskelzellen). Das aus Epithelsegment und Muskelsegment gebildete Ganze nennt Dubois „l'élément photomusculaire." — „Ce système avertisseur se met en rapport plus ou moins directement avec les éléments sensitifs de la périphérie." Welcher Art diese Beziehungen sind, soll in einer künftigen Arbeit mitgeteilt werden. Der Lichtreiz und ebenso der chemische Reiz sollten nur die Epithelzellen erregen, und hierauf die Muskelfibrillen mit Kontraktion reagieren. „Cette contraction ébranle les éléments nerveux périphériques, comme si l'on excitait mécaniquement le siphon en touchant sa surface. Cette impression sensitive (phosphène photodermatique) est transmise par les filets nerveux centripètes aux ganglions d'où partent les nerfs moteurs . . . ." Also die Zusammenziehung der Hautmuskulatur erregt centripetale Nerven, welche die Erregung dem Ganglion zuleiten, das nun seinerseits reagiert, indem es den tiefer gelegenen starken Muskeln den Impuls zum Rückzuge des Sipho gibt.

Wie weit die zu Grunde liegenden anatomischen Beobachtungen zuverlässig sind,[1]) kann ich wegen Mangels eigener Anschauung und weil Dubois keine Abbildungen gibt,[2]) nicht sicher beurteilen. Die ganze Hypothese über die Art der Reizaufnahme scheint mir aber einen schwachen Punkt zu besitzen, der darin liegt, dass man sich nicht vorstellen kann, in welcher Weise das Muskelepithelelement den sensitiven Nerven erregen soll. Was ist dies überhaupt für ein Nerv, der durch die Kontraktion des Muskels erregt wird? Wo endigt er? Von Endapparaten dieses Nerven spricht Dubois gar nicht, man erfährt nur, dass „der Nerv erregt wird," und zwar durch Muskelkontraktion. Ich kann mir nichts anderes denken, als dass Dubois annimmt, dieser Nerv sei der Tastnerv und er oder seine Endzellen, (von denen aber nicht gesprochen wird) würden durch die Kontraktion gedrückt. Wozu aber dieser Umweg? Es lässt sich ja doch sehr wohl annehmen, die Sinneszellen, die Endapparate des sensiblen Nerven werden durch den chemischen Reiz erregt, und die im Verlaufe des

[1]) Rawitz läugnet in seiner ausführlichen Abhandlung über den Mantelrand der Acephalen (Jenaische Zeitschrift 1892 Bd. 27) die von Dubois behaupteten Eigentümlichkeiten des histiologischen Baues im Sipho von Pholas, und beschreibt statt derselben Verhältnisse, die sich den sonst bei Mollusken gefundenen zwanglos einreihen. Rawitz's histiologische Untersuchungen machen den Eindruck weit grösserer Zuverlässigkeit, als man sie den Angaben Dubois's nachsagen könnte, auch ist es mir gelungen, sie in wichtigen Punkten direkt zu bestätigen.

[2]) Die grosse Arbeit von Dubois (R. Dubois, Anatomie et physiologie comparée de la Pholade dactyle, structure, locomotion, tact, olfaction, gustation, vision dermatoptique, photogénie; avec une théorie générale des sensations. Paris 1892), welche eine Zusammenfassung und ausführliche Darstellung des schon früher kurz Mitgeteilten gibt und zahlreiche Abbildungen enthält, war mir leider erst während des Druckes vorliegender Arbeit zugänglich. Beweise für Dubois's Anschauungen liefert indessen auch sie nicht. Die Abbildungen sind von höchst geringem Werte, trotz ihrer schönen Ausführung; jedenfalls beweisen sie nicht die Existenz des élément myoépithélial, womit die ganze théorie des sensations auf schwankendem Boden steht. Die von Rawitz (a. o. O.) gefundenen Flemming'schen Pinselzellen der Haut sind Dubois gänzlich entgangen. Ausserdem dürften die physiologischen Überlegungen, auf welche Dubois seine Theorie der Sinnesempfindungen gründet, der ernsteren Kritik nicht stand halten. Während ich Dubois's Beobachtungen an Pholas fast durchweg bestätigen kann, stimme ich mit der Deutung derselben, speziell mit der Annahme des système avertisseur, nicht überein.

Nerven eingeschalteten Ganglienzellen lösen bei geringem Grade der Reizung zunächst nur eine lokale Reaktion aus, bestehend in Kontraktion der Muskeln der Haut. Dies wäre eine Reflexbewegung mit sehr kurzem Reflexbogen. Wird der Reiz stärker, so giebt ihn die periphere Ganglienzelle weiter an das centrale Ganglion, welches nun die allgemeine Reaktion auslöst. Jene erste lokale Kontraktion könnte auch nichtnervöser Natur sein, und entweder auf direkter Muskelreizung beruhen oder es könnte, wofür die Dubois'sche Arbeit keinen Beweis liefert, wirklich eine Art Neuromuskelzellen vorhanden sein, welche auf Reiz reagieren. Dass aber zwischen der lokalen und der allgemeinen Reaktion ein ursächlicher Zusammenhang bestehen sollte, scheint mir sehr unwahrscheinlich und durch Dubois's Angaben jedenfalls nicht erwiesen.

Deutlicher als bei Muscheln fand ich, wie ich schon oben erwähnte, die lokale Kontraktion in der Haut mancher Schnecken ausgebildet. Am schönsten zeigt sie *Pleurobranchaea*, doch fehlt sie auch bei *Aplysia* nicht. Aus der Art, wie die durch mechanischen, chemischen und elektrischen Reiz erregte Stelle sich leicht einsenkt und etwas faltig wird, möchte man fast auf die Gegenwart von Gebilden schliessen, welche den Neuromuskelzellen Kleinenberg's, den éléments myoépithéliaux Dubois's analog sind, und mit dem Nervensysteme nicht notwendig in Zusammenhang zu stehen brauchten. Dazwischen werden die Sinneszellen zerstreut sein, welche an Fühlern und Mund überwiegen.[1])

Anschliessend an die hier citierte Arbeit Dubois's möchte ich noch Bezug nehmen auf eine von demselben Forscher geäusserte Ansicht, betreffs welcher wir auf die Schneckenfühler zurückgreifen müssen. Auch hier macht Dubois den meiner Ansicht nach höchst unglücklichen Versuch, sein système avertisseur herbeizuziehen. Er beobachtete am abgeschnittenen Fühler in der feuchten Kammer Kontraktionen bei Reizung durch Benzoldämpfe und glaubt damit nachgewiesen zu haben, dass auch hier die Geruchsempfindung dadurch zu stande kommt, dass das élément myoépithélial auf den Riechreiz sich kontrahiert und nun mechanisch den Nerven erregt. Wo die Verhältnisse so klar liegen, wie am Schneckenfühler, braucht man doch solche komplizierte Annahmen nicht. Es liegt nicht der mindeste Grund vor, zu bezweifeln, dass es eine chemische Reizung von Sinneszellen gibt, so gut wie es chemische Nervenreize gibt. Übrigens wäre ja auch für Dubois die Annahme nicht zu umgehen, dass das élément myoépithélial chemisch reizbar sei, warum sollte also die Nervenendzelle nicht chemisch reizbar sein können? Zum mindesten ist der Beweis nicht erbracht, dass dies nicht der Fall sei. Aus der Bemerkung Dubois's, dass die Riechschleimhaut der Wirbeltiere derjenigen der Schnecken ganz ähnlich eingerichtet sei, scheint hervorzugehen, dass Dubois auch für diese den chemischen Reiz abschaffen will. Auch für das Hörorgan verspricht er uns ein système avertisseur.

---

[1]) Aus einer früheren Arbeit (219 pg. 335) citiere ich folgende Stelle, in welcher An=Anode, Ka=Kathode, S=Schliessung, Ö=Öffnung, Z=Zuckung, E=Erregung zu verstehen ist. „Nicht überflüssig dürfte die Bemerkung sein, dass das Schmeckvermögen der *Aplysia*, ebenso wie bei *Limnaeus* und *Planorbis*, dieselbe Lokalisation hat, wie die An SZ und Ka ÖZ. Eine gewisse langsame Reaktion auf stärkere Geschmackseindrücke ist auf der ganzen Haut verbreitet, zusammenfallend in Ausbreitung und Charakter mit der Ka SE. Dies gilt auch für andere Schnecken; so tritt bei *Limnaeus* die Ka SE sehr spät (bei ziemlich starkem Strome) auf, dem entsprechend ist das Schmeckvermögen der Haut (mit Ausnahme der anoden-empfindlichen Teile) sehr gering. Bei *Nassa* ist Ka SE und Schmeckvermögen der Haut gleich Null, bei *Janus* und *Pleurobranchus* dagegen beides stark entwickelt.“

Ferner pg. 336: „*Lamellibranchiaten*. Von diesen untersuchte ich *Psammobia vespertina* und *Lima hians*, sehr lebhafte und gegen chemische Reize empfindliche Tiere. Mit dem mir zur Verfügung stehenden Strome blieb trotzdem jede Reaktion selbst an den Siphonen und den Mantelfäden von *Lima* aus.“ Diese Differenz zwischen Schnecken und Muscheln, welcher sich noch verschiedene andere anreihen liessen, ist unaufgeklärt.

Histiologische Untersuchungen an Muscheln habe ich nicht in eingehender Weise vorgenommen. Die Mitteilungen Flemming's, Drost's und Rawitz's[1]) ergeben, dass die Verhältnisse ähnlich sind, wie bei den *Gasteropoden*, indem auch hier sich Pinselzellen finden. Ausserdem sind aber noch verschiedene Sinnesorgane beschrieben, welche als dem chemischen Sinne dienend bezeichnet werden. Mit einem gewissen Rechte dürfte dies von den Siphopapillen und Tentakeln mancher Muscheln gesagt werden, mit weniger Recht von den Lacaze-Duthiers-Spengel'schen Organen in der Nähe der Kiemen, und von den abdominalen Sinnesorganen Thiele's. Spengel nannte eine zwischen dem Hinterende des Fusses und dem After gelegene quere Schlangenlinie grünbraunen Pigmentes „Geruchsorgan."

Mit Ausnahme der Sinnesorgane an den Siphonen haben wir keinen Anhaltspunkt für die Annahme, dass jene Sinnesorgane dem chemischen Sinne dienen. Der chemische Sinn scheint bei den *Lamellibranchiaten* noch mehr als bei *Gasteropoden* mit dem Hautsinne zusammen zu fallen, spezifische Organe besitzt er vielleicht gar nicht, sondern er wird nur durch Wechselsinnesorgane des mechanischen, (thermischen?), chemischen Sinnes (bei einzelnen auch des Lichtsinnes) vermittelt. Dass die hochgradige chemische Reizbarkeit des Fusses und Siphos für *Psammobia*, sowie der Mantelrandtentakeln für *Lima* von grossem Werte wäre, wird man kaum annehmen dürfen. Wahrscheinlich besitzen eben jene Teile ein wohl entwickeltes Sinnesepithel, das vorzugsweise mechanischen Reizen ausgesetzt sein wird und in deren Perception seine Bestimmung haben dürfte. Die chemische Reizbarkeit, das Schmeckvermögen, halte ich in diesem Falle für eine mehr zufällige Eigenschaft des Sinnesepithels.

Carinaria mediterranea.

Von diesem Vertreter der *Heteropoden* untersuchte ich ein frischgefangenes lebhaftes Exemplar in Neapel. Wegen der steten Unruhe sind die Versuche schwierig und unsicher.

Schmeckvermögen der Rumpfhaut scheint zu fehlen, es ist in jedem Falle sehr gering entwickelt.

Der Mund ist dagegen Sitz eines deutlich ausgesprochenen Schmeckvermögens. Wenn Zuckerlösung den Mund traf, wurde regelmässig die bezahnte Zunge vorgestreckt, wie um etwas vor dem Munde befindliches zu ergreifen, also ganz analog, wie die Wasserschnecken ihre Zunge in Thätigkeit setzen, wenn sie süssen Geschmack bemerken. Merkwürdigerweise hatte Chinin denselben Erfolg. Die Lösungen müssen den Mund ohne merkliche Strömung treffen, wenn der Versuch rein sein soll, da ein mechanischer Reiz, durch einen Strahl reinen Seewassers bewirkt, allein schon hinreicht, um jene Zungenbewegungen zu erzeugen.

Da von Boll (31) und Todaro (307) an der Rüsselspitze und der Mundhöhle „becherförmige Organe" gefunden wurden, wird man keinen Anstand nehmen, diese als Geschmacksorgane zu deuten.

Weniger gut stimmen die Experimente mit dem Ergebnis der anatomischen Forschung bezüglich des sog. Geruchsorganes, welches ein flimmerndes Sinnesorgan an der Vorderseite des Eingeweidesackes sein soll. Die Deutung als Riechorgan stammt von Leuckart (182) (bei *Pterotrachea*), während Gegenbaur (114), welcher bald danach dasselbe Organ bei *Pterotrachea* und *Firoloides* beschrieb, die Leuckart'sche Deutung anzweifelt, weil erstens kein Beweis für die Existenz von Riechvermögen überhaupt vorliege, und weil zweitens die Lage so weit vom Munde entfernt für ein Riech-

---

[1]) Der Mantelrand der Acephalen, Jenaische Zeitschrift Bd. 22, 24 und 27.

werkzeug wenig günstig und daher unwahrscheinlich sei. Ich stimme diesen Gründen vollständig zu und kann den weiteren hinzufügen, dass ich bei *Carinaria* an der bezeichneten Stelle keine Spur von Empfindlichkeit fand.

Cephalopoden.

Eigene eingehende Untersuchungen über die *Cephalopoden*-Sinnesorgane fehlen mir. Riechorgane sind bei ihnen verschiedentlich beschrieben, aber ohne alle beweisende Versuche und mit schwacher Begründung (Kölliker, Zernoff, Spengel u. A.). Lankester und Bourne beschreiben bei *Nautilus* ein „Osphradium" in Gestalt kleiner zitzenförmiger Papillen, etwas ausserhalb der Anheftung der vorderen Kiemen, Kölliker beschreibt das Riechorgan in der Nähe der Augen. In Claus's Lehrbuch der Zoologie steht der Satz: „das Geruchsorgan liegt hinter dem Auge in Form einer mit Flimmerhaaren bekleideten Grube" (pg. 682). Mit gleicher Bestimmtheit wird in verschiedenen anderen Werken von einem Geruchsorgane der *Cephalopoden* gesprochen, und zwar scheint sich besonders das Organ in der Nähe der Augen allgemeiner Anerkennung zu erfreuen. Abgesehen von dem Mangel physiologischen Beweises steht der Annahme dieses Riechorganes noch der Umstand entgegen, dass dann *Nautilus* zwei Riechorgane besitzen würde, das eine neben dem Auge, das andere als Homologon des Spengel'schen Organes, welches von denselben Autoren auch für ein Riechorgan gehalten wird.

Im Sinne der Existenz von feinem Schmeckvermögen bei *Cephalopoden* dürfte folgende Notiz von Kollmann zu verwerten sein (166 pg. 10, abgekürzt citiert): Ein Hummer, der in das Bassin der *Octopoden* gesetzt war, wurde angegriffen und bekämpft. Er wurde in das anstossende Bassin gesetzt, das durch eine solide Cementmauer, die 2 cm über Wasser ragte, von jenen abgetrennt war. Ein Krake setzte noch am selben Tage über die Mauer und zerriss den Hummer, den er nicht hatte sehen können, sondern nur durch das zirkulierende Wasser gewittert haben musste.

An anderer Stelle: „Die Kraken . . . besitzen eine hohe Orientierungsgabe und finden immer die Lage des Meeres, aus dem sie der Zufall oder die Willkür der Beobachter entfernt. Verany hat sich oft damit unterhalten, *Eledone* ziemlich weit vom Strande hinzulegen, und zwar an Punkte, von denen aus das Wasser schwer zu erreichen war, überdies verdeckt wurde durch Felstrümmer, aber stets nahmen sie den direktesten Weg zum Wasser."

Dies könnte auf Riechvermögen deuten. Ich habe mit *Sepiola* und *Schaeurgus* experimentiert, ohne indessen einen wertvollen Anhaltspunkt für die Lokalisation des chemischen Sinnes gewinnen zu können. Der vorzugsweise leitende Sinn scheint der Gesichtssinn zu sein.

Ciona intestinalis.

Als einzigen Vertreter der Manteltiere untersuchte ich experimentell *Ciona intestinalis*, welche in Neapel stets leicht zu erhalten war.

Da dieses Tier bei den leisesten Erschütterungen oft heftig zusammenzuckt, hätte man denken können, chemische Reize würden vielleicht auch stark reizen. Das Gegenteil ist aber der Fall. Der derbe äussere Mantel ist hervorragend unempfindlich, von Schmeckvermögen ist hier gar nicht zu reden. Starke Reizmittel, wie concentrierte Pikrinsäurelösung, üben selbst in längerer Zeit gar keine Reizwirkung auf den Mantel aus.

Aber auch die Ein- und Ausfuhröffnungen der Kiemenhöhle (Mund und After) sind gegen mässige Reize, wie Vanillin und Cumarin, ganz unempfindlich, nur concentrierte Pikrinsäure wirkt merklich reizend, die Öffnungen werden geschlossen und etwas zurückgezogen. Chinin. hydrochlor. wirkt wahr-

scheinlich ebenfalls ein wenig reizend, aber jedenfalls schwach, denn die geschlossenen Öffnungen werden rasch wieder geöffnet. Man erhält mit den schwächsten Reizstofflösungen fast regelmässig Schluss von Mund und After, dies ist indessen Folge mechanischer Reizung durch die Wasserströmung und tritt auch ein, wenn man reines Wasser zuströmen läst. Bei Anwendung von Pikrinsäure und dergl. werden die Öffnungen viel rascher und energischer und auf längere Zeit geschlossen, und das ganze Tier verkürzt sich mehr. Bei Stoffen, welche, wie Chinin, an der Grenze der Wirksamkeit stehen, ist es schwer zu entscheiden, wie viel an der erzielten Reaktion auf chemische Reizung zu schieben ist.

Zusammenfassend kann man sagen, dass der *Ciona* der chemische Sinn bis auf Spuren fehlt.

Aus der Lebensweise, speziell der Art, wie das Tier sich die Nahrung zuführt, ist das Fehlen des chemischen Sinnes leicht zu verstehen: Bei festsitzenden Tieren pflegt häufig nur die Gegend der Mundöffnung, bezw. der Öffnung der Kiemenhöhle, gegen chemische Reize empfindlich zu sein (Muscheln ohne Ortsbewegung, wie *Mya;* ferner *Ciona; Serpula, Protula* u. A.)

Das sehr widerstandsfähige Gewebe des Mantels der *Ciona* bedarf eines Schutzes durch Empfindlichkeit nicht, daher seine geringe Reizbarkeit.

Wohl ausgebildet ist bei *Ciona* die Empfindlichkeit gegen Licht am ganzen Körper.

Da der sog. Mund der *Ascidien* zugleich zur Kiemenhöhle und zum Darmkanal führt, könnte man denken, die eigentliche Eingangsstelle des letzteren, eine Art innerer Mund, besitze vielleicht Schmeckvermögen. Ich liess daher versuchsweise mittelst einer fein zugespitzten Glasröhre in die äussere Mundöffnung Vanillinlösung einfliessen, überzeugte mich jedoch, dass der Erfolg kein anderer war, als wenn ich Wasser einfliessen liess. Ganz vorübergehend schloss sich die Öffnung, um sich sogleich wieder zu öffnen. Etwa eine halbe Minute später beobachtete ich allerdings einmal ziemlich kräftiges Ausstossen von Wasser aus der Mundöffnung; das Vanillin hatte also langsam eingewirkt, vielleicht auf die Kiemen. Schmecken kann man ein so langsames Reagieren nicht nennen.

Echinodermen.

Von Echinodermen verwendete ich zu Versuchen *Asterias (Asteracanthion) rubens*, *A. glacialis*, *Echinaster sepositus*, *Ophioderma* (spec.?) und *Anthedon rosacea*.

Mehrfache Angaben liegen in der Litteratur über Äusserungen des chemischen Sinnes bei Echinodermen vor. So teilt Noll (224) Beobachtungen am Seeigel mit, welche für Schmeckvermögen der Mundfüsschen sprechen.

Romanes and Ewart (267) teilen Experimente an Seesternen mit, welche bestimmt sind, über die Ausbildung des Gesichts- und Geruchssinnes Aufschluss zu geben. [Die *Ocellen* besitzen Gesichtsfunktion, wie sich leicht feststellen lässt, indem diejenigen Tiere, welche der *Ocellen* beraubt waren, nicht mehr auf das Licht reagierten]. „Indem die der *Ocellen* beraubten Tiere in gleicher Weise, wie solche mit denselben, nach vorgehaltener Speise sich bewegten, so folgert Verfasser, dass der Geruchssinn nicht speziell in den *Ocellen* liege, sondern über die ganze untere Fläche des Tieres ausgebreitet sei.“ (Zool. Jahr. Ber. 1883).

Jourdan macht (pg. 131) die wohl nicht auf eigene Erfahrung gestützte Angabe, man suche bei den Echinodermen vergeblich nach Äusserungen des Geschmackssinnes; dieselben legten vielmehr bei der Auswahl ihrer Nahrungsmittel grosse Gleichgiltigkeit an den Tag, sodass sie ohne Unterschied kleine Weichtiere, allerlei organischen Detritus, selbst Schlamm verschlingen.

Prouho (247) „sucht den Geruchssinn der Seesterne an *Asterias glacialis* folgendermassen nachzuweisen. Es ist längst bekannt, dass wenn man in das Gefäss, welches das Tier umschliesst, im Abstande von etwa 50 cm einen toten oder lebenden Fisch legt, es sofort sich ihm nähert, indem zuerst die Palpen des nächstliegenden Armes sich bewegen und zwar von der Spitze anfangend. Man kann so das Tier durch Verlegen des Köders hin- und herführen. Exstirpation der Augenpunkte ändert hieran nichts. Teilt man das Gefäss durch eine Scheidewand, welche unten eine kleine Lücke hat, in zwei Teile, und bringt in den einen den geblendeten Seestern, in den anderen den Köder, so bewegt sich ersterer mit einem Arm sofort der Öffnung zu, sobald man eine leichte Strömung vom Köder gegen die Scheidewand bewirkt. Vf. hält dadurch den Geruch für festgestellt (ebenso gut könnte man wohl von Geschmack sprechen? Ref.) Sein Sitz ist, wie weitere Versuche zeigen, die Ambulacralröhren hinter den Augenflecken. Durchschneidung eines Ambulacralnerven etwa 2 cm vom Armende bewirkt, dass der beschriebene auf das Ende wirkende Reiz nur auf die Bewegungsapparate des Armendes, nicht auf den Rest des Tieres wirkt.“ (Citiert aus: Jahresbericht über die Fortschritte der Anat. und Physiol., von L. Hermann und G. Schwalbe Abteil. Physiol. Bd. 19. 1890.)

Prouho macht nun aber noch einige weitere Versuche, die mit den oben erwähnten Schlussfolgerungen von Romanes und Ewart und meinen Ergebnissen nicht so ganz stimmen.

Prouho sagt (pg. 1345). „J'ai coupé les quatre vertèbres extrêmes des cinq bras d'une Astérie, de manière à priver l'animal de toutes ses palpes. Plus d'un mois est aujourd'hui écoulé depuis l'opération, et je n'ai jamais pu obtenir de cette Astérie qui avant d'être opérée s'était montrée très habile à rechercher sa proie, la moindre excitation à l'approche d'un appât mort ou vivant.

J'ai enlevé toutes les palpes d'une Astérie, en respectant les taches oculaires. Ce sujet, qui

dans une expérience d'essai n'avait pas hésité à s'emparer d'un sachet de toile dans lequel était contenu un morceau de poisson, ne manifeste plus d'excitation devant un appât, et lorsqu'on place une proie dans le bac où il vit avec d'autres A. glacialis, il reste seul dans la plus complète immobilité.

Il est donc démontré que le sens de l'odorat n'est pas diffus chez les Etoiles de Mer, et qu'il est localisé dans les tubes ambulacraires inaptes à la locomotion, situées en arrière de la plaque ocellaire."

Prouho gibt leider nur an, dass der Seestern die Beute nicht mehr zu finden wusste, wenn sie entfernt lag, nicht aber, ob es ihm auch unmöglich geworden war, Nahrung, die ihm nahe lag, als solche zu erkennen. Mir scheint, dies ist wieder die Folge der stets irreführenden Trennung von Geruch und Geschmack bei Wassertieren, infolge deren man glaubt, zur Prüfung des Geruchssinnes entfernt liegende Lockspeisen benützen zu müssen. Das was Geruch und Geschmack einzig unterscheidet, der verschiedene Aggregatzustand des Reizstoffes, fällt weg, wenn man Riechvermögen der Wassertiere annimmt, und man ist dann gezwungen, sich an solche Unterschiede, wie „Wahrnehmung auf Distanz", und „Wahrnehmung bei direkter Berührung" anzuklammern, um die Verschiedenheit der Sinne aufrecht zu erhalten. Ob eine Lockspeise 1/2 cm oder 1/2 m vom Tiere entfernt ist, darum ist es doch derselbe Sinn, auf welchen ihre löslichen Bestandteile einwirken.

Von eigenen Versuchen habe ich zunächst einige in Norderney mit *Asterias rubens* angestellte mitzuteilen. Ich hatte von diesen Seesternen eine grosse Anzahl verschiedenster Grösse zur Verfügung. Leider konnte ich sie nie zum Fressen veranlassen, musste mich daher bei diesen Tieren auf die Ermittelung des Grades und der Lokalisation chemischer Reizbarkeit beschränken. Das Ergebnis war folgendes: Auf dem ganzen Körper ist Empfindlichkeit für schwache chemische Reize in ausgeprägter Weise vorhanden, die Tiere reagieren auf diese Reize mit Sicherheit und augenblicklich. Die Empfindlichkeit ist an die einziehbaren und ausstülpbaren füsschenartigen Bildungen der Ober- und Unterseite geknüpft. Eine merklich höhere Empfindlichkeit kommt keiner Körperstelle gegenüber den übrigen Stellen zu.

Wenn ich Chininbisulfat, Kaliumbichromat, Saccharin, in Seewasser gelöst, zufliessen liess, so dass der Seestern getroffen wurde, so wurde derselbe gereizt und abgestossen. Alle drei genannten Stoffe wirkten in gleichem Sinne und gleich stark. Die von dem Tropfen der Lösung direkt getroffenen Ambulacralfüsschen wurden rasch ganz eingezogen, die benachbarten erst unruhig bewegt, dann auch eingezogen.

Überschritt die Reizstärke eine gewisse Grenze, so erfolgten Bewegungen des ganzen Armes. Namentlich die Spitze des Armes bog sich vom Reize weg, nach aufwärts, wenn die Ventralseite unten war. In den meisten Fällen folgte auf die Bewegung des Armes eine ziemlich rasche Rückzugsbewegung des ganzen Tieres, deren Richtung immer die möglichst zweckmässige war, um den Arm dem Reize zu entziehen. Wurden zwei Arme gleichzeitig gereizt, so floh der Seestern in der aus den beiden Einzelbewegungen resultierenden Richtung, also ebenfalls in zweckmässiger Weise. Die Spitze jedes Armes hat also hierin die Eigenschaft, wie der Kopf eines Wurmes (s. o.).

Ausser der Rückzugsbewegung besitzen die Seesterne wie manche Zoophyten und Mollusken noch ein weiteres Schutzmittel gegen unangenehme Hautreize, nämlich die Verkleinerung des Volumens und damit auch der Oberfläche des gereizten Teiles. Wenn man nämlich auf einen Arm eines Seesternes eine etwas grössere Menge (1/2 cbcm) Saccharinlösung fliessen lässt, so dass gleichzeitig eine grössere Fläche gereizt wird, so verkleinert sich dieser Arm in wenigen Sekunden auf 1/2 bis 1/3 seines

bisherigen Volumens. Dabei ändert sich seine Färbung etwas, sie wird durch Zusammenrücken der Pigmentflecken dunkler. Die Kontraktion hält ziemlich lange an, etwa ½ Stunde. Die infolge der Reizung eingezogenen Ambulacralfüsschen kommen indessen schon nach wenigen Minuten wieder zum Vorschein.

Bei einem Seestern, dessen einer Arm nahe der Basis eine Verletzung hatte, sah ich, wie dieser Arm sich innerhalb einer Minute vom Körper ablöste, als ich einige Körnchen Saccharin auf den Arm gestreut hatte und diese sich nun lösten; dabei zog sich der ganze Arm heftig zusammen. Später reagierten beide Einzelteile für sich beinahe unverändert.

Von den Reizerfolgen bei Anwendung von Saccharin, Chinin etc. verschieden ist die Wirkung einer Rohrzucker-Seewasserlösung. Man bemerkt unter ihrem Einflusse deutlich Unruhe aller beweglichen Teile. Die zu grunde liegende Empfindung muss aber keine unangenehme sein, denn die Füsschen werden nicht eingezogen; auch erfolgt nie Flucht vor Zucker. Ich bemerke ausdrücklich, dass nicht nur die sog. Tastfüsschen ohne Saugscheibe, sondern auch die Saugfüsschen auf Zucker reagierten.

Dass Seesterne dem Zucker nachgingen, habe ich nicht bemerkt. Übrigens waren die Versuchsverhältnisse ungünstige.

Mit *Echinaster sepositus* und *Asterias glacialis* experimentierte ich in Neapel in der zoologischen Station. Wegen der besseren Hilfsmittel liessen sich hier die Versuche mehrfach variieren.

Die chemische Reizbarkeit bei *Echinaster* ist eine sehr grosse und weitverbreitete. Das empfindlichste Gebilde ist an jedem Arme die Gruppe der sog. Tastfüsschen ohne Saugscheibe, welche den terminalen Fühler und das lichtempfindende Organ umgeben. Dieselben reagieren auf kleine Mengen des schwächsten verwendeten Reizmittels, Naphthalin-Seewasser, stark und deutlich durch Rückzug. Die Rückenanhänge (Hautkiemen) folgen in zweiter Linie, sodann die Saugfüsschen, welche übrigens nur dann auf Naphthalin deutlich reagieren, wenn sie nicht angeheftet sind. Auf Vanillin und Cumarin reagieren alle Teile stärker als auf das äusserst wenig lösliche Naphthalin, auch die angehefteten Ambulacralfüsschen verlassen ihren Anhaltspunkt und werden eingezogen. Eine Steigerung der Empfindlichkeit bei den nach dem Munde zu gelegenen Füsschen konnte ich nicht bemerken.

Beobachtungen an mehreren grossen Exemplaren von *Asterias glacialis* haben mich überzeugt, dass in der That auch die Saugfüsschen Schmeckvermögen besitzen, was schon die Versuche an der verwandten Form aus der Nordsee wahrscheinlich gemacht hatten. Ich kann also Prouho nicht zustimmen, wenn er sagt, der chemische Sinn (er spricht nur von Geruchssinn) sei auf die Tastfüsschen beschränkt. Seine oben citierten Versuche beweisen auch in meinen Augen nicht einmal, dass das „Schmecken in die Ferne" an jene Organe gebunden sei. Dadurch, dass den Tieren die sensitiven „Tastfüsschen" abgeschnitten waren, wurden sie eines wichtigen Orientierungsmittels an der exponiertesten Körperstelle beraubt und es wurde dadurch begreiflicherweise eine Unsicherheit erzeugt, welche die Neigung zu spontanen Ortsveränderungen beträchtlich vermindern musste. Die Thatsache, dass die auf diese Weise verstümmelten Seesterne der Lockspeise nicht mehr nachgingen, ist für sich allein kein Beweis dafür, dass sie nun dieselbe gar nicht mehr wahrgenommen hätten. Namentlich dann ist dieser Beweis ungenügend, wenn andere Versuche, wie jetzt die meinigen, einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit dafür beigebracht haben, dass auch die übrigen Ambulacralfüsschen zum Schmeckvermögen mithelfen. Dass die „Tastfüsschen" (welche jetzt wohl einen anderen Namen verdienten, etwa die indifferentere Bezeichnung „Fühlfüsschen") für die chemische Sinnesthätigkeit mehr in Frage kommen, als die Saugfüsschen, ist eo ipso sehr wahrscheinlich, ebenso dass der Grad der Empfindlichkeit bei jenen höher ist als bei diesen (letzteres liess sich sogar direkt nachweisen, s. o.). Dass

sie aber die einzigen Organe des chemischen Sinnes oder überhaupt irgend eines Sinnes sein sollten, ist offenbar nicht richtig.

Nur selten gelang es mir, *Asterias glacialis* zum Fressen unter meinen Augen zu bringen. Wenn man jedoch auf die Seite eines Armes entweder ein Stückchen Fischfleisch oder ein Fliesspapierbällchen legt, ist das Verhalten in beiden Fällen ein so verschiedenes, dass man an dem Schmeckvermögen der berührenden und betastenden Füsschen nicht zweifeln kann. Das Benehmen der Tiere ist sehr schwer anschaulich zu schildern. Ich kann nur sagen, dass man sofort den Eindruck bekommt, als ob die Tiere das Fleisch und das Papierbällchen mit Sicherheit unterscheiden und in letzterem ein wertloses Surrogat erkennen. Freilich könnte dabei auch ein sehr feiner Tastsinn die Unterscheidung ermöglichen. Da aber die Erfahrung mich gelehrt hat, dass andere Tiere, mit welchen ich experimentierte, nie lockeres Fleisch von einem solchen weichen Cellulosehäufchen durch den Tastsinn allein unterscheiden können, möchte ich dies auch bei den Seesternen kaum für möglich halten. Viel wahrscheinlicher ist es, dass hierbei der chemische Sinn mit in Thätigkeit tritt. Gegen das Papierbällchen zeigt das Tier entweder völlige Gleichgiltigkeit, oder es wird als mechanisch reizender Körper mittelst der Füsschen rasch bei Seite geschoben. Das Fleischstückchen dagegen mit seinen löslichen Extraktivstoffen nimmt die Aufmerksamkeit des Tieres entschieden mehr in Anspruch; die Füsschen betasten lange und ausführlich das Fleisch, einmal schiebt sich der Arm über dasselbe her, das Stückchen wird nach dem Munde zu bewegt, dann wieder losgelassen; ein andermal wird das Fleisch zwischen zwei Arme eingeschlossen, die vorher weit auseinander standen, u. s. f. Mit Fliesspapierbällchen geschieht das nie.

Um den Einwand zu entkräften, den man möglicherweise machen könnte, die schmeckbaren Substanzen könnten auch zu den Fühlfüsschen hin diffundiert sein, und so die Unterscheidung durch den Geschmack doch in diesen Organen vor sich gegangen sein, kann ich anführen, dass an dem Ausfalle dieser Versuche nichts geändert wurde, wenn die Endglieder der Arme, also die Träger der Fühlfüsschen, an sämtlichen Armen abgeschnitten waren.

Auch der folgende Versuch spricht meiner Ansicht nach entschieden für Schmeckvermögen der Saugfüsschen in der Nähe des Mundes. Ein ganz grosser Seestern, dessen Arme je 12 cm lang waren, befand sich nahe der Wasseroberfläche in langgestreckter Stellung. Ich legte ihm jetzt ein Stück von einem Hinterleibe eines *Pagurus* zwischen die obersten beiden Arme. Ohne weiteres wurde dasselbe sofort ergriffen und in den Mund gezogen. Mit geschmacklosen Papierbällchen wird nie so verfahren, wie ich mich durch wiederholte Versuche überzeugte. Auch bei diesem Versuche ist nicht daran zu denken, dass der Geschmacksreiz bis zu den Armenden gedrungen sein sollte.

Von Schlangen- und Haarsternen verwendete ich einige junge Exemplare von *Ophioderma* und einige ausgewachsene von *Antedon rosacea (Comatula mediterranea)*. Beide reagieren mit viel lebhafteren und rascheren Bewegungen als die *Asteriden*. Bei den *Ophiodermen* konnte ich ihrer Kleinheit wegen die Empfindlichkeit nicht näher lokalisieren. Bei *Antedon* zeigten alle Stellen des Körpers ziemlich die gleiche, übrigens recht hohe Empfindlichkeit. Auf Zucker erhielt ich keine Reaktion.

Von Holothurien habe ich mit einigen Cucumarien neuerdings experimentiert. Diese überaus trägen Tiere zeigten jedoch vollkommene Gleichgiltigkeit gegen alle von mir angewandten süssen und bitteren Reizstoffe.

Anatomische Untersuchungen an Echinodermen habe ich nicht gemacht. Wir haben ausführliche Nachricht über die Sinnesepithelien dieser Tiere besonders durch Hamann's umfangreiche Arbeit. Hamann gibt von den Seesternen an, dass bei den Fühlfüsschen (Tastfüsschen) die Nervenschicht beträchtlich stärker entwickelt ist als in den Saugfüsschen. Sie enthalten deutliche Sinneszellen. Diese fehlen jedoch auch den Saugfüsschen nicht. Eigentliche Knospen, wie sie bei Seeigeln sich finden, besitzen die Seesterne, wie es scheint, nicht.

Eine anatomische Unterscheidung von Organen des mechanischen und des chemischen Sinnes giebt es nach dem Gesagten bei Seesternen offenbar nicht. Vielmehr scheinen die Hautsinneszellen Wechselsinnesorgane beider Sinne zu sein. Nur für den Gesichtssinn hat sich ein besonderes Organ abgegliedert.

Zoophyten.

Bezüglich meiner Resultate über den chemischen Sinn der Zoophyten verweise ich auf meine beiden früheren Publikationen, welchen ich neue Untersuchungen nicht hinzuzufügen habe.[1]) Da für die uns hier interessierenden Fragen allgemeiner Natur gerade die Vertreter dieser Tierklasse, welche mir zu Versuchen dienten, besonders wertvoll sind, will ich kurz einige Sätze anführen, welche ich jenen beiden Aufsätzen entnehme und die die Hauptresultate bezüglich der chemischen Sinne enthalten. Wegen der Einzelheiten verweise ich auf die Originalabhandlungen.

Die Existenz eines Geschmackssinnes bei **Actinien** und die wirkliche Verwertung dieses Sinnes durch die Tiere beweisen folgende Versuche (217).

„Versuch 1. Ein kleines Stückchen Sardinenfleisch wird mit der Pinzette vorsichtig dem Tentakelkranze bis zur Berührung genähert. Die berührten Tentakel heften sich am Fleische sofort an und ziehen heftig daran; durch die Annäherung kommen dann noch mehr Tentakel mit dem Fleisch in Berührung und heften sich ebenfalls an. So ist in wenigen Sekunden das ganze Stück Fleisch von den Fangarmen umschlossen und wird verschlungen.

Versuch 2. Aus reinem Filtrierpapier wird ein kleines Bällchen geformt, welches, in Seewasser eingeweicht, eine ähnliche Konsistenz besitzt, wie das Fischfleisch. Es wird den Actinien in derselben Weise gereicht, wird aber von den Tentakeln nicht ergriffen; entweder reagieren dieselben auf die Berührung gar nicht, oder die berührten Tentakel betasten langsam das Papierbällchen.

Versuch 3. Ein Stück Sardinenfleisch wird in Seewasser ausgewässert, und dabei durch Drücken die löslichen Bestandteile nach Möglichkeit entfernt. Nun wird es der Actinie gereicht, diese ergreift es auch meistens, jedoch langsam, träge, entfernt nicht mit der Energie, die sie frischem Fleische gegenüber zeigt.

Versuch 4. Ein Papierbällchen der beschriebenen Art wird in dem Saft, welcher sich aus Fischfleisch auspressen lässt, eingeweicht, und nun der Actinie gereicht. Diese ergreift es mit derselben Sicherheit und Energie wie ein frisches Fleischstück, lässt es freilich oft nach einiger Zeit fallen, ohne es zu verschlingen.

Versuch 5. Zuckergetränktes Filtrierpapier wirkt wie das mit Fleischsaft getränkte, nur schwächer.

Versuch 6. War das Papier mit Seewasserlösung von Chininhydrochlorat getränkt, so wurde es nicht ergriffen, vielmehr ziehen sich die Tentakel von demselben zurück.

Versuch 7. Die Tentakel werden eingezogen, wenn schwache Chininlösung aus einer Pipette in ihre Nähe strömt; Seewasser wirkt nicht so, Fleischsaft bewirkt unruhiges Hin- und Herbewegen (Suchen) der Tentakel.

Versuch 8. Chinin, Cumarin, Vanillin, Pikrinsäure in Seewasser gelöst, sind, auf die Aussenfläche von Adamsia einwirkend, ohne sichtbare Reizwirkung. Ebenso unempfindlich ist der obere

[1]) Die Resultate neuerer Versuche, welche vorzugsweise die allgemeine Sinnesphysiologie und die Physiologie des mechanischen Sinnes der Coelenteraten betreffen, sind in einer gegenwärtig im Drucke befindlichen Abhandlung („Experimentelle sinnesphysiologische Untersuchungen an Coelenteraten") in Pflüger's Arch f. d. ges. Physiologie Bd. 57. veröffentlicht.

Teil der Haut, zwischen Tentakelkranz und Mundrand, und letzterer selbst. Sowie aber einer der genannten Stoffe die Tentakel trifft, werden dieselben heftig zurück- und zusammengezogen.

Versuch 9. Wenn eine grosse Adamsia sich weit entfaltet hat, kann man ein Fleischstück auf oder neben den Mund legen, ohne dass sie davon Notiz nimmt. Erst wenn die Tentakel das Fleisch berühren, oder der Saft zu ihnen hin diffundiert, wird das Fleisch ergriffen. Der Geschmackssinn hat somit seinen Sitz allein in den Tentakeln.

Versuch 10. Prüft man die Wärmeempfindlichkeit der Actinien, indem man Seewasser von etwa 30° ihren Körper treffen lässt, so findet man dieselben Teile wärmeempfindlich, welche Schmeckvermögen besitzen, nämlich allein die Tentakel.

Die Lokalisation des Tastsinnes scheint dieselbe zu sein, wie die des Wärmesinnes und Geschmackes, ist indessen etwas weniger sicher zu prüfen. Die Tentakel sind also Organe aller dieser drei Sinne, sie dienen ihnen gleichzeitig oder wechselsweise, sind also Wechselsinnesorgane . . ."

Carmarina hastata (220 pg. 187).

„Auf der ganzen Fläche des Schirmes, einschliesslich des Randes, ferner am ganzen Magenstiele samt dessen Mündungsstellen bleiben sämtliche verwendeten chemischen Reize erfolglos."

„Reizbar sind allein die sechs langen hohlen Randfäden." Schwache Reizstoffe, wie Chinin, erzeugen an der getroffenen Stelle des Randfadens eine lokale Verdickung, auf welche noch nach einigen Sekunden eine Allgemeinreaktion folgt. „Dieselbe wird eingeleitet durch plötzliches und fast gleichzeitiges Aufschnellen aller sechs Fäden, welche dabei korkzieherähnliche Formen annehmen." „An diese Zuckung schliesst sich nun fast immer energisches Spiel des Schirmes an . . ."

Beroë ovata (220 pg. 186).

„1) Die ganze Haut der Beroë ist empfindlich für gewisse chemische Reize, welche keine Atzwirkung auf das Epithel ausüben, und keine sichtbare Veränderung in der Haut zurücklassen.

2) Eine sehr starke Steigerung dieser Empfindlichkeit beobachtet man an dem bandförmigen Sinnesorgane etwas innerhalb des Mundrandes."

„4) Die Polplatten werden mit Unrecht als Geruchsorgane bezeichnet, sie dienen weder dem Geruchssinne, noch überhaupt dem chemischen Sinne als Organ."

„7) . . . . . Der „„Sinnespol"" ist der in Beziehung auf Sinnesthätigkeiten am spärlichsten ausgestattete Teil." Nur der mechanische Sinn ist hier fein entwickelt.

(pg. 187) „8) Künstliche Teilung einer Beroë liefert Segmente, deren jedes bedeutend erregbarer ist, als das Ganze. Nicht nur die Schnittränder, sonder auch die vom Schnitt nicht direkt betroffenen Stellen nehmen an Erregbarkeit zu."

(pg. 176.) „Die Innenwand des Magens ist für die von mir angewendeten Reize unempfindlich."

Hydra viridis.

Bei unserem einheimischen Vertreter der Polypen, der *Hydra viridis*, habe ich vergeblich nach sicheren Äusserungen von Schmeckvermögen gesucht. Gegen schwache chemische Reize (Bitterstoffe) ist dies Tier auffallend unempfindlich, im Gegensatze zu seiner grossen Empfindlichkeit für den leisesten mechanischen Reiz (bes. Erschütterung). Es bedarf schon ziemlich eingreifender Agentien, um bemerkbare Reaktionen zu erzielen (z. B. verdünnte Essigsäure). Sehr leicht täuschen übrigens die oft spontan oder bei geringer Erschütterung eintretenden Kontraktionen des ganzen Körpers chemische Reizbarkeit vor, wenn sie gerade während eines Versuches mit chemischer Reizung eintreten.

Diese Unempfindlichkeit gegen Bitterstoffe spricht sich auch in einem von Zoja gemachten Versuche aus, über welchen genannter Forscher, wie folgt, berichtet:

(pg. 77): Provai à lasciare alcuni piccoli annellidi in una soluzione concentrata di genziana per 24 ore, pensando ne prendessero il sapore. Parte di essi morirono, parte no: tanto gli uni che gli altri furono senza difficoltà mangiati da individui di Hydra grisea. Bisognerebbe sapere quale differenza può passare fra la sensazione gustatoria (ammesso che vi sia), che desta in essi genziana, e quella che vi desta la loro preda abituale. Nel caso esistessero nell' Hydra delle sensazioni gustatorie, la loro sarebbe evidentemente nell'entoderma.

Il Chatin . . . . dice che vi sono sensazioni olfattorie negli acalefi. Non v'è alcun dato per cui si possa ritenere che esistano anche nell'Hydra.

An dieser Stelle könnte ein Kapitel über den chemischen Sinn der Protozoen seinen Platz finden. Da ich indessen den vortrefflichen Besprechungen, welche dieser Gegenstand in den Werken von M. Verworn (Psychophysiologische Protistenstudien) und O. Hertwig neuerdings gefunden hat, nichts neues hinzuzufügen habe, begnüge ich mich mit den Bemerkungen, welche ich oben in dem über das Universalsinnesorgan handelnden Abschnitt gemacht habe, und welche das für die uns hier interessierenden Fragen wichtige herausgreifen.

Versuche an Fischen und Amphibien.

Den Hauptgegenstand meiner Arbeit bilden zwar die „niederen Tiere“; aus verschiedenen Gründen war indessen eine Mitberücksichtigung der Fische und Amphibien wünschenswert. Vor allem war sie deshalb geradezu notwendig, weil die theoretischen Fragen, welche sich aus meinen Versuchsreihen ergeben hatten, ohne Bezugnahme auf die Wirbeltiere nicht als erledigt betrachtet werden durften, noch konnten. Im allgemeinen Teile dieser Arbeit musste ich daher schon wiederholt auf die Fische zu sprechen kommen. An dieser Stelle sollen jetzt nur noch einige Versuche mitgeteilt werden, welche ich an Fischen und Amphibien anstellte. Sie sind weniger für die Frage der Funktion der Fischnase von Wert, als für die Entscheidung, ob und wieweit den Fischen äusseres Schmeckvermögen zukommt.

Die Fische, mit welchen ich experimentierte, gehörten teils unserer Süsswasserfauna an, teils waren es Bewohner des mittelländischen Meeres bei Neapel. Von ersteren hatte ich zur Verfügung:

Anguilla anguilla (alt und ganz jung), *Cyprinus carpio*, *Barbus fluviatilis*, *Leuciscus cephalus*, *Gasterosteus aculeatus*, *Gobius fluviatilis*, *Silurus glanis* (ein junges Exemplar), *Cobitis fossilis.*

Von Meerfischen hatte ich die Haie *Pristiurus*, *Scyllium catulus* und *canicula* in verschiedenen Grössen, ferner *Syngnathus acus*, *Uranoscopus scaber*, *Lophius piscatorius* zur Verfügung.

Während in Beziehung auf Schmeckvermögen der Haut alle Süsswasserfische sich durchaus gleich verhielten, wichen die von mir untersuchten Seefische in dieser Beziehung zum Teil merklich ab. Den Süsswasserfischen fehlt nach meinen Beobachtungen Schmeckvermögen der äusseren Haut vollständig, genauer: an keinem Teile ausser dem Kopfe findet sich Schmeckvermögen.

Die Haut der genannten Süsswasserfische kann man mit bitteren, sauren, süssen, salzigen Lösungen umspülen, ohne damit den Fisch im geringsten in Erregung zu versetzen. Besonders häufig habe ich diese Versuche mit dem intensivsten Bitterstoffe, dem Chininbisulfat, angestellt. Bei grossen trägen Fischen wie *Barbus* ist es leicht, eine grössere Stelle der Haut, etwa die Gegend der Seitenlinie mit der Lösung dieses Stoffes zu bespülen, es erfolgt trotzdem keine Reaktion. Selbst die glatte Haut des Welses zeigt diese Unempfindlichkeit in überraschender Weise. Beim Aale glaubte ich einigemale unsichere schwache Reaktion wahrgenommen zu haben, indem das Tier während des Versuches wegschwamm. Nicht nur diese trägen, ruhigen Fische, sondern auch die lebhaftesten sind ganz gleichgiltig gegen Berührung ihrer Haut mit Chininlösung. Ganz charakteristisch ist hiefür eine Reihe von Versuchen, die ich am Stichling *(Gasterosteus aculeatus)* vornahm. Wenn dieser eine Zeitlang regungslos im Wasser schwebte, konnte ich die Mitte oder das Hinterende seines Körpers ganz in eine Wolke des intensiv blau fluoreszierenden Chininbisulfats einhüllen, (welches eben infolge dieser Eigenschaft seine Verbreitung im Wasser leicht beobachten lässt). Dass der Fisch hiergegen gleichgiltig war, konnte nun noch darauf beruhen, dass zufällig gerade bittere Stoffe ihn nicht unangenehm berührten. Man brauchte aber nur zu sehen, mit welchem „Entsetzen“ der Stichling schnappte und heftig atmete, um dann wild durch's Wasser zu fahren, wenn die kleinste Spur jener Flüssigkeit die

Gegend seines Mundes berührte, um zu erkennen, dass er zuvor den Geschmack des Chinins nicht wahrgenommen haben konnte. Die drei Exemplare, mit welchen ich experimentierte, verhielten sich gleich.

Ich sprach eben von der „Gegend des Mundes“ und nicht einfach vom Munde, weil ich nicht sicher bin, ob nicht vielleicht das Entscheidende die Berührung der Nase mit dem Reizstoffe war. Mit grosser Wahrscheinlichkeit kann ich allerdings sagen, dass der Ort, an welchem dieses empfindliche Schmeckvermögen sein Organ hat, jedenfalls nicht allein die Nase ist. Hiefür spricht mir die Beobachtung eines grossen *Barbus*, dem ich beide Tractus olfactorii durchschnitten hatte, und welcher am Vorderkopf noch ganz genau so empfindlich war, wie vor der Operation.

Die später gemachte Sektion bestätigte die vollständige Durchtrennung der beiden Tractus und die eingetretene Degeneration der peripheren Stücke. Nahrung hatte die Barbe nach der Zerstörung ihres „Riechorganes“ aufgenommen, war also in der Erkennung derselben nicht behindert.

Die Reaktion, welche eintrat, wenn eine schwache Lösung eines bitteren, sauren oder salzigen Stoffes die Mundgegend eines der oben genannten Fische (mit Ausnahme von *Silurus*) traf, war stets die gleiche und recht bemerkenswert. Was am meisten in die Augen fiel, war die sofort eintretende Beschleunigung und Vertiefung der Atmung· Dieselbe machte den Eindruck des Unruhigen, und konnte häufig als Schnappen bezeichnet werden. Lebhafte Fische pflegen sich dabei sogleich zu entfernen, ruhige, besonders solche, welche am Boden liegen, wie *Cobitis* und *Gobius*, lassen die Erfolge der Reizung noch weiterhin beobachten.

Am ganzen Körper dieser Tiere macht sich eine deutliche Unruhe bemerklich, der Fisch schnappt immer lebhafter und entfernt sich schliesslich mehr oder weniger rasch. Man könnte daran denken, das eben beschriebene Verhalten in Parallele zu setzen zu dem Benehmen eines durch Lungen atmenden Tieres, welches man ein irrespirables Gas einatmen lässt, wobei also eine unangenehme Empfindung ohne Vermittelung des Geruchssinnes zustande kommt. Die folgende Beobachtung spricht jedoch gegen die Richtigkeit dieses Vergleiches: Es giebt Substanzen, welche die Fische chemisch erregen, ohne ihnen unangenehm zu sein. Dies gilt von Zuckerlösung, besonders aber von Fleischsaft. Wenn diese Flüssigkeiten ins Wasser nahe dem Kopfe des Fisches gelangen, beobachtet man deutliche Reaktionen; die Anfangserscheinungen sind dieselben wie bei Reizung mit bitteren Stoffen, der Fisch (besonders deutlich *Cobitis* und *Gobius*) atmet stärker und rascher, wird unruhig, hebt den Kopf in die Höhe und beginnt jetzt umherzuschwimmen. Dies geschieht jedoch in durchaus anderer Weise als bei Einwirkung bitterer etc. Stoffe. Schon das Heben des Kopfes macht den Eindruck gespannter Aufmerksamkeit, die Atmung wird nicht schnappend wie im obigen Falle, sondern nur unruhig erregt, und das Umherschwimmen geschieht in anderer Weise, als wenn etwa Chinin den Fisch aus seiner Ruhe aufgejagt hat. Während im letzteren Falle der Fisch dem Reize zu entgehen sucht, durch Schnappen seinen Mund reinigt und oft durch rasche Bewegungen des ganzen Körpers sein Unbehagen zu erkennen gibt, bekommt man bei dem durch Fleischsaft erregten Fische den Eindruck, dass er etwas sucht. Er streicht mit der Schnauze langsam über den Boden hin, unruhig bald in diese, bald in jene Ecke hineinschnüffelnd, immer mit erregter, beschleunigter Atmung, bis er sich nach längerem Suchen überzeugt hat, dass die durch den Geschmacksreiz ihm vorgetäuschte Nahrung in Wahrheit nicht vorhanden ist.

Dies Verhalten beruht zweifellos auf Erregung des chemischen Sinnes, und ich nehme keinen Anstand, die Reaktion auf Chinin u. dergl. auf Erregung derselben Organe zurückzuführen, wobei nur die Qualität der Geschmacksempfindung eine andere ist.

Bemerkenswert ist es, dass auch bei Fischen der Geschmack des Zuckers eine ähnliche Wirkung übt, wie derjenige des Fleischsaftes.

Wenn ich Zucker oder Fleischsaft unter den nötigen Vorsichtsmassregeln auf den übrigen Körper, Gegend der Seitenlinie u. s. w., einwirken liess, blieb das Tier stets ruhig, die Atmung veränderte sich nicht und der Fisch erhielt offenbar gar keine Kenntnis von der Gegenwart des schmeckbaren Stoffes. Auch wenn ein Stück Fleisch oder Brot vorsichtig unter Wasser der Seitenlinie von *Cobitis* oder *Gobius* bis beinahe zur Berührung genähert wurde, bemerkten meine Versuchstiere niemals die Gegenwart der Speise. Wenn dieselbe dagegen ins Wasser geworfen wird, und nun, im Wasser untersinkend, nahe der Seite des Fisches niederfällt, wird sie häufig von demselben bemerkt und verschlungen. Offenbar ist bei dieser Wahrnehmung ausschliesslich der Gesichtssinn und der mechanische Sinn wirksam, nicht der Geschmack.

Dass Karpfen und Schuppfisch im Inneren ihres Mundes Schmeckvermögen besitzen, von dieser Fähigkeit aber wenig Gebrauch machen, zeigen die folgenden Beobachtungen. Sie ziehen, wenn sie hungrig und beutegierig sind, alles mögliche mittelst des Atemwasserstromes in den Mund hinein, um es sogleich wieder auszuwerfen, z. B. Steine, ihnen vorgeworfene Filtrierpapierbällchen etc. Sie prüfen also gar nicht durch den Geschmack, ehe sie die Stoffe in den Mund nehmen. War aber ein solches Papierbällchen mit Chlornatriumlösung getränkt, so wurde es zwar auch eingezogen, aber rascher wieder ausgestossen, als wenn die Salzlösung fehlte. War ein Karpfen durch Darreichung mehrerer Fleischstücke besonders gierig gemacht, so verschluckte er auch wohl einmal solche salzgetränkte Bissen. Stellen im Wasser, an welchen aus den Papierbällchen Salzlösung in etwas beträchtlicherer Menge ins Wasser diffundiert war, wurden von den Schuppfischen sichtlich gemieden. Im allgemeinen aber lassen sich alle diese Fische viel mehr durch's Gesicht leiten, als durch den Geschmack, sie schnappen nach dem, was man ihnen vorwirft, lange ehe sie durch den Geschmackssinn über die Natur des vorgeworfenen Gegenstandes unterrichtet sein können. Von den Goldfischen ist es bekannt, dass sie die Speise durch den Gesichtssinn finden.

Auffallend ist es, wie spät oft noch Bissen ausgeworfen werden können. Hatte ein Schuppfisch Fleisch gefressen, und schnappte mehrere Minuten darauf nach salzigem Papier, so spie er die Fleischstücke noch mit demselben heraus.

Von den untersuchten Seefischen steht *Uranoscopus scaber* den Süsswasserfischen darin gleich, dass ihm Schmeckvermögen der Haut völlig abgeht. Die Empfindlichkeit der Mundgegend ist dagegen sehr hochgradig; auf Reizung durch Chinin etc. reagiert der Fisch zunächst durch plötzliches Vorschnellen der Zunge, worauf gewöhnlich Allgemeinreaktion folgt.

Syngnathus acus ist wie *Uranoscopus* an seiner Haut sehr unempfindlich. Nur einigemale schien es mir, als ob Chinin auch am Rumpfe etwas reizte. Ich muss bemerken, dass die zwei zu den Versuchen verwendeten Exemplare sehr gross (25 cm) waren, und daher vielleicht träger reagierten, als es junge Tiere gethan hätten. Wegen ihrer Grösse ermöglichten sie jedoch einen Versuch, der bei keinem anderen Fische so gut möglich ist, nämlich die getrennte Reizung von Nase und Mund, welche beide Teile hier weit von einander abstehen. Die Reaktion bei Reizung am Munde ergab sich stets als die bei weitem heftigere, ja ich halte es für möglich, dass die Reaktion, welche bei Reizung der Nasengegend zustande kam, immer auf Diffusion des Reizstoffes (Chinin, Cumarin, Vanillin) bis

zum Munde beruhte. Sie war stets schwach und unsicher. Die Reaktion bestand bei Reizung am Munde wie an der Nase in lebhaftem Atmen, Bewegung des Kopfes, zuweilen in Flucht.

Sehr verschieden von dem Verhalten der beiden genannten Fische ist dasjenige von *Lophius piscatorius;* bei diesem Fische, von welchem mir ein ausgewachsenes Exemplar zu den Versuchen diente, ist die Haut schon gegen schwache Reize in hohem Grade empfindlich. Die ganze Haut scheint ziemlich denselben Empfindlichkeitsgrad zu besitzen, eine Steigerung an besonderen Stellen (Nase) bemerkte ich nicht. Bemerkenswert ist, dass hier wie bei den Haien auch die Haut der Flossen keine Ausnahme macht. Die Schwanzflosse wird lebhaft bewegt, sowie ein Tropfen Cumarin-, Vanillin-, Chininlösung, oder sonst irgend einer der öfters genannten Reizstoffe sie berührt.

Haifische.

Am ausführlichsten experimentierte ich mit Haifischen, und zwar besonders mit jüngeren Tieren der Gattung *Scyllium* (*catulus* und *canicula).*

Da diese Tiere am Tage einen sehr trägen und stumpfsinnigen Eindruck machen, ist es um so überraschender, wenn man sieht, wie empfindlich die ausserordentlich derbe, mit Zähnen besetzte Haut dieser Tiere selbst gegen die schwächsten chemischen Reizungen ist. Ganz absehen will ich hier von der Wirkung von sauer schmeckenden Substanzen, und von solchen, welche neben dem Geschmack auch noch ätzende Eigenschaften haben. Auffallend ist aber die starke Reizung, welche durch Cumarin und Vanillin bewirkt wird. Vanillin erzeugt, wie erwähnt, auf der menschlichen Zunge gar keine Empfindung, selbst wenn man eine möglichst starke Lösung in Wasser anwendet. Bei einem einzelnen Reizversuche am Hai mochte nach ungefährer Schätzung kaum 0,0001 g Vanillin zur Anwendung kommen, und von der Lösung dieser geringen Menge berührte nur ein kleiner Bruchteil wirklich die Haut des Haies! Trotzdem giebt es keine Stelle am Körper der Katzen- und Hundshaie, an welcher nicht die Berührung mit der Vanillinlösung sofort empfunden worden wäre. Und zwar musste die Empfindung eine recht starke sein, denn in vielen Fällen begnügte der Hai sich nicht mit Bewegung der Flossen, des Schwanzes oder Kopfes, sondern schwamm von der Stelle, wo er geruht hatte, weg.

Wurde nur die Schwanzflosse bespült, so erfolgten ein paar unruhige Bewegungen mit derselben; floss eine schwache Lösung eines der genannten Stoffe in die Gegend von Mund und Nase, so trat auch beim Haie dieselbe Reaktion wie bei Süsswasserfischen ein, d. h. die Atmung wurde beschleunigt und vertieft, dabei der Kopf etwas erhoben, und nach einigen Sekunden schwamm der Fisch weg.

War die verwendete Lösung stärker, so schnappt der Hai mehrmals heftig, und schwimmt rasch fort, wobei er wiederholt den Kopf wie im Unwillen schüttelt.

(218 pg. 775,) „Chininbisulfat, Chininhydrochlorat und Strychninnitrat wirken ziemlich in derselben Weise, nur sehr viel schwächer; sicher ist die Reaktion hier nur in der Nähe des Mundes. Dagegen ist die Reizwirkung des mit einem Tröpfchen Kreosot geschüttelten Seewassers wieder eine sehr ausgesprochene, während Seewasser, in derselben Weise mit Rosmarinöl behandelt, ganz ohne Wirkung ist; und dieses Rosmarinwasser ist es nun gerade, welches von allen den bisher genannten Lösungen auf der menschlichen Zunge und den Schleimhäuten weitaus den stärksten Eindruck hervorbringt.

Die Thatsache, dass gerade so ausgesprochene Riechstoffe wie Vanillin, Cumarin, Naphthalin und Kreosot die Haifischhaut mit ihren Nerven so stark erregen, legt den Gedanken nahe, dass man es hier mit einem Organe speziell für das Riechen im Wasser zu thun habe. Der Versuch

mit dem Rosmarinwasser zeigt aber sofort die ungenügende Begründung dieser Annahme. Was man aus den Versuchen erschliessen darf, ist zunächst nur, dass die Hautsinnesorgane der Haifische selbst schwächsten chemischen Reizen sehr zugänglich sind. Daraus folgt jedoch noch nicht, dass unter den natürlichen Lebensbedingungen des Tieres jemals jene Organe chemische Sinnesthätigkeit vermitteln, mit anderen Worten als Geschmacksorgane gebraucht werden.“

Dieser meiner früheren Mitteilung habe ich jetzt einige Beobachtungen über das Verhalten der Haie gegen ihre Nahrung hinzuzufügen.

Es wird vielfach angegeben, dass Haifische, und zwar die grossen Arten des Oceans, eine sehr feine Witterung für ins Wasser geworfene Leichen, Fleischstücke und dergl. besitzen sollen.

Auf der anderen Seite ist es bekannt, dass diese Haie, wohl hauptsächlich den Gattungen *Carcharias* und *Selache* angehörig, wenn sie durch einige ihnen zugeworfene Fleischstücke gierig gemacht sind, wahllos alles verschlucken, was ihnen vorgeworfen wird, selbst ungeniessbare Materialien wie Wergbündel etc. Diese Thatsache wird zum Angeln der Haifische zuweilen verwendet. Sie beweist, dass diese Haiarten zum Ergreifen der Nahrung vorzugsweise durch's Gesicht veranlasst werden, und den chemischen Sinn dabei nicht oder wenigstens nicht viel verwenden, denn sonst müsste derselbe ihnen die Ungeniessbarkeit jener Stoffe verraten. Man kann daher mit einiger Wahrscheinlichkeit vermuten, dass die Fähigkeit des Schmeckens bei diesen Fischen wenig entwickelt ist, da sie von derselben nicht viel Gebrauch machen. Die Angabe, dass Haie weither Beute zu wittern vermögen, ist keineswegs erwiesen. Bekanntermassen folgt der Hai oft stunden-, ja tagelang den Schiffen, auf Beute lauernd. Wenn daher eine ins Wasser geworfene Leiche gleich von Haien wahrgenommen und ergriffen wird, ist das, wie ich glaube, nur ein Beweis dafür, dass Haifische zur Stelle waren, nicht aber dafür, dass solche von weither die Beute gewittert haben.

Während so beim Menschenhai und anderen derartigen Haien die Beobachtungen eher gegen als für feines Witterungsvermögen sprechen, ist bei den *Scyllien* die Wahrscheinlichkeit einer guten Ausbildung des chemischen Sinnes grösser, wenngleich auch hier die Beobachtungen nicht eindeutig sind. Wenn die Katzenhaie hungrig sind und man tote Sardinen in ihren Behälter wirft, so fressen sie dieselben allerdings nach einiger Zeit. Ob aber ihre Aufmerksamkeit dadurch auf die Sardinen gelenkt wird, dass Stoffe von diesen diffundieren und, zum Hai gelangend, diesen erregen, erscheint mir fraglich. Man sieht häufig, dass die aus ihrer trägen Ruhe sich erhebenden Katzenhaie zunächst nach der Seite schwimmen, auf welcher sich das Futter nicht befindet. Bei Haifischen, welche ich isoliert von anderen Fischen in einem besonderen Aquarium hielt, konnte man, selbst wenn sie hungrig waren, stundenlang warten, ehe sie das hineingeworfene Futter aufsuchten, wenn dies nicht in unmittelbarer Nähe der Tiere lag, sondern etwa ½ m entfernt. Im Verlaufe einer Stunde pflegen aber wenigstens die Hundshaie sich auch spontan, ohne irgend welchen von aussen kommenden Reiz, zu erheben und einigemale auf- und abzuschwimmen, so dass man nicht sicher ist, ob es nicht Zufall war, wenn sie eine Halbe- oder Viertelstunde nach dem Hineinwerfen des Futters umherschwimmen. Davon, dass die Haie nicht gleich bemerken, von welcher Stelle der etwa vorhandene Geschmacksreiz herkommt, haben mich zahlreiche Beobachtungen überzeugt. Ich möchte aber auch behaupten, dass es bei den Haifischen des Neapeler Aquariums, welche mit mehreren grossen Teleostieren zusammen ein Bassin bewohnen, nicht oder wenigstens nicht allein der chemische Sinn ist, welcher die Haie die Gegenwart des Futters bemerken lässt. Sie müssen auf irgend eine Weise merken, wenn andere Haifische auf der Suche sind, oder wenn die grossen Knochenfische sich daran machen, die zum Futter dienenden Sardinen zu fressen. Stets sind die Knochenfische des Behälters die ersten, welche fressen.

Dabei stossen sie häufig an die ruhenden Haie an und veranlassen lebhafte Bewegung der gesamten Wassermasse. Dies allein schon kann die Haie aufmerksam machen; gewöhnlich aber fällt, da diese im ganzen Behälter zerstreut liegen, eine Sardine in die Nähe eines der Haie, erregt in kurzer Zeit dessen chemischen Sinn, und dieser Hai beginnt nun suchend umherzustreichen. Damit ist das Signal selbst für die entfernt liegenden Haie gegeben, sich rasch hintereinander zu erheben und ebenfalls zu suchen. Trifft es sich zufällig so, dass sehr bald nachdem das Futter hingeworfen ist, ein Hai auf dasselbe aufmerksam wird, so suchen binnen wenigen Minuten sämtliche Haie. Die inzwischen verflossene Zeit reicht bestimmt nicht aus, um die schmeckbaren Stoffe durch das 7—8 m lange Bassin diffundieren zu lassen. Die *Scyllien* werden also im Aquarium auf die Gegenwart des Futters nicht durch den chemischen Sinn aufmerksam gemacht, sondern ganz vorzugsweise durch das Umherschwimmen ihrer Mitbewohner, welche schon das Futter bemerkt haben. Der erste Hai freilich, welcher durch sein Umherstreichen die anderen zum Suchen veranlasst, pflegt durch einen Geschmackseindruck aufgereizt zu sein. Die grossen Knochenfische des Haifischbehälters nehmen die Nahrung ausschliesslich durch's Gesicht wahr.

Es ist nun natürlich nicht ohne weiteres möglich, die Gewohnheiten, welche man an Aquariumstieren beobachtet, auf die freilebenden zu übertragen. Es ist auch schwer anzunehmen, dass diese letzteren in derselben, eben geschilderten Weise ihr Futter finden sollten, wie die gefangenen Tiere. Ich will mich der Hypothesen hierüber enthalten, werde aber auf den Gegenstand unten noch kurz zu sprechen kommen.

Ich bin auf Grund der bisher mitgeteilten Beobachtungen und Überlegungen der Ansicht, dass der chemische Sinn den Haifischen so wenig wie anderen Wassertieren dazu dient, weither eine Beute zu wittern und dieser nachzugehen. Auf der anderen Seite habe ich mich aber mit Sicherheit überzeugt, dass *Scyllien* durch den chemischen Sinn darauf aufmerksam gemacht werden, wenn sie einem zur Nahrung geeigneten Stoffe sich nahe befinden. Dies „nahe" ist in strengem Sinne zu nehmen und dürfte nach meinen Beobachtungen den Abstand einiger Centimeter nicht überschreiten. Die folgende Versuche sollen dies beweisen.

Zunächst ist das Verhalten eines ruhenden Katzen- oder Hundshaies gegen vorgelegte Nahrung zu unterscheiden von demjenigen eines umherschwimmenden. Legt man ein Stück Sardinenfleisch in die Nähe des Kopfes von einem ruhenden Hai (bis 10 cm Abstand) so hat dies zunächst noch keinen Einfluss auf das Benehmen des Tieres. Nach einiger Zeit jedoch, welche je nach den Umständen zwischen Sekunden und Minuten wechselt, sieht man, dass der Hai rascher und tiefer atmet, häufig mit ein wenig erhobenem Kopfe. Zweifellos ist dies Folge eines von dem Fleischstücke veranlassten Sinneseindruckes, welcher höchst wahrscheinlich in das Gebiet des chemischen Sinnes gehört. Dass das verstärkte Atmen, welches, wie erwähnt, auch bei Süsswasserfischen der erste Erfolg eines Geschmackseindruckes ist, nur Ausdruck starker Erregtheit infolge der Sinnesempfindung sei, dürfte kaum anzunehmen sein, vielmehr scheinen die Fische dadurch das Schmeckbare mit ihren chemischen Sinnesorganen in ausgiebigere Berührung bringen zu wollen.

Nach einigen Minuten pflegt der Hai, wenn er einigermassen hungrig ist, sich zu erheben und wegzuschwimmen, wie erwähnt, nicht selten in der der Lage des Futters entgegengesetzten Richtung.

Jetzt sucht das Tier mittelst des chemischen und mechanischen Sinnes. Während aber, wie gesagt, der ruhende Hai schon durch ein 8—10 cm entfernt liegendes Fleischstück erregt wird (erste Geschmacks-Phase), bemerkt der Umherschwimmende dasselbe niemals, wenn er in genannter Entfernung vorüberschwimmt. Die Schnauze auf den Boden gesenkt, streicht er dicht über diesem hin. Dabei

gleitet er häufig an dem Fleischstücke, handbreit von demselben entfernt, achtlos vorüber. Kommt er ihm jedoch auf 2—3 cm nahe, so macht er plötzlich die leichte Seitenwendung, welche nötig ist, um das Fleisch vollends zu berühren. Die zweite Phase des Schmeckens verlangte also bei meinen Versuchstieren einen verhältnismässig sehr kleinen Abstand des Reizstoffes vom reizaufnehmenden Sinnesorgane.

Natürlich fehlt auch die dritte Phase des Geschmackes nicht, d. h. bitter gemachtes Fleisch lässt der Hai wieder los, wenn er es, was nicht häufig vorkommt, ergriffen hat.

Die Diffusion mancher schmeckbaren Stoffe von dem Futter aus ist eine stärkere nach oben als nach den Seiten. Daher bemerkt ein 5—10 cm über dem Futter hinwegschwimmender Hai dieses häufig, findet es übrigens fast nie sofort, sondern sucht eine Weile mit der Schnauze auf dem Boden umher.

Etwas eigentümliches ist es mit dem Gesichtssinne der Katzen- und Hundshaie. Man sagt, sie seien am Tage blind. In der That ist die Pupille am Tage fast ganz geschlossen, und ich habe nie Gelegenheit gehabt, ein *Scyllium* mit offenen Augen zu sehen. Indessen ist es nicht richtig, wenn man die Augen als ganz geschlossen bezeichnet. Vielmehr lässt die Iris eine spaltförmige, an einem Ende zu einem runden Loch erweiterte Pupille frei. Fraglich kann es sein, ob diese Haie bei Tage ausser der allgemeinen Lichtempfindung, die auch durch die Iris hindurch erfolgen kann, imstande sind, Bilder zu erhalten. Die Thatsache, dass die Haie, auf der Suche nach dem vorgeworfenen Futter, oft so nahe an demselben vorbeischwimmen, ohne sich seiner zu bemächtigen, spricht gegen die Annahme, dass sie den betreffenden Gegenstand sehen. Für Sehvermögen bei Tage spricht aber eine allerdings vereinzelte Beobachtung, welche ich an *Scyllium canicula* machte, indem ein Hai dieser Gattung, durch mehrere kleine Fischstückchen gierig gemacht, einem neuen Stück, das ich ihm zuwarf, geradezu entgegensprang. Er krümmte sich stark dorsal, dabei den Kopf nach oben kehrend und machte eine rasch schnellende Bewegung, durch welche er das Fischfleisch im Fallen dicht unter der Wasserfläche erschnappte. Die Bewegung geschah mit solcher Gewandtheit und Sicherheit, dass ich nicht daran zweifle, dass er das zugeworfene Futter gesehen hat. Oft habe ich beobachtet, dass, wenn *Scyllien* im Begriff waren, ein Fleischstück zu packen, sie demselben mit dem Kopfe rasch folgten, wenn ich mittelst eines Glasstabes ihnen das Futter verschob oder wegnehmen wollte.

Man hat es als Beweis für die Blindheit der *Scyllien* angeführt, dass sie die Glaswände ihrer Behälter nicht sehen, sondern sich daran stets mit der Schnauze stossen, während die meisten anderen Fische sich nicht stossen. Dies beweist gar nichts für die behauptete Blindheit. Erstens stossen sich auch diejenigen Haie an der Glaswand, welche weit offene Augen haben, wie *Pristiurus*. Und zweitens scheint dies Anstossen mir aus dem Bau des Kopfes der Haie gut erklärt. Anstatt des empfindlichen Mundes vieler Knochenfische mit ihren zahlreichen Organen des mechanischen Sinnes haben die Haie eine den Mund weit überragende, derb behäutete, knorpelige Schnauze. Diese verträgt einen Stoss viel leichter, als der Mund etwa eines Karpfens, oder einer Barbe, und im Zusammenhange damit fehlt der Haischnauze die feine Sensibilität, welche die Knochenfische die Annäherung des Kopfes und Mundes an einen festen Körper, die Glaswand, rechtzeitig bemerken und unterbrechen lässt.

In der Meerestiefe, wo die Lichtintensität sehr viel geringer als in den Aquarien ist, werden höchst wahrscheinlich die Augen der *Scyllien* weiter offen sein, und dann steht nichts dem im Wege, dass sie wie andere Fische ihrer Beute mit Hilfe des Gesichtssinnes nachgehen. Dass sie dies mittelst des chemischen Sinnes nicht sehr vollkommen zu thun vermögen, sahen wir oben.

Noch einige Worte über die Nase der Haifische. Erwiesenermassen spüren die Katzen- und Hundshaie ihrer Nahrung viel mehr mittelst des chemischen Sinnes nach als andere

Fische, wobei namentlich die zweite Phase der Thätigkeit dieses Sinnes von Wichtigkeit ist. Es ist nun die Frage, geschieht dies mittelst der Nase, mittelst der Schmeckorgane im Munde, oder mittelst äusserer Schmeckorgane. Wenn ich sage „dies ist die Frage“, so muss ich hinzufügen, dass es weitaus den meisten Autoren nicht fraglich ist, dass vielmehr alle die Funktion der Nase als Organ des chemischen Sinnes als unumstösslich betrachten. Ich muss dem gegenüber betonen, dass der Beweis völlig fehlt, und dass die Wahrscheinlichkeitsgründe, die man für jene Annahme anführen kann, vor allem die Homologie mit der Nase der übrigen Wirbeltiere, als strenge Beweisgründe nicht betrachtet werden dürfen. Einen Versuch zur experimentellen Erledigung der Frage hat J. Steiner gemacht. Er fand nach Abtragung des Vorderhirns die spontane Nahrungsaufnahme bei *Scyllien* aufgehoben und schliesst daraus, dass das Vorderhirn des Haifisches dessen Riechzentrum ist. Steiner sagt geradezu, er sei der Ansicht, dass, wenigstens am Tage, der Geruch den Verstand des Haifisches ausmacht. Ich kann es durch Steiner's Versuche noch nicht als erwiesen betrachten, dass der *Nervus olfactorius* und die Nasenschleimhaut des *Scyllium* die Organe sind, mittelst deren diese Haie die Nahrung wahrnehmen. Folgende 2 Versuche würden hiefür überzeugend sein: 1) Es müsste nach Durchschneidung des Vorderhirns beobachtet werden, ob jenes reflexartig auftretende verstärkte Atmen oder Schnüffeln bei Vorlegung von Nahrung regelmässig ausbleibt. 2) Es müsste versucht werden, ob man nicht die Nasenschleimhaut mit ihrem Sinnesepithel zerstören oder die Nase verstopfen könnte, so dass der *Nervus olfactorius* ausser Thätigkeit gesetzt würde, ohne Entfernung eines Hirnteiles. Die Beschädigung des Gehirns bringt einen komplizierenden, in seiner Tragweite gar nicht zu übersehenden Faktor in die Frage herein. Man müsste dann beobachten, ob Haie, deren Nase in genannter Weise ausser Thätigkeit gesetzt ist, nicht früher oder später Nahrung aufnehmen, wobei ihr Verhalten gegen dieselbe zu beobachten wäre.

Ich selbst konnte diese Versuche wegen der Kürze meines Aufenthaltes in Neapel nicht ausführen. Es gehört dazu eine Geschicklichkeit und Operationstechnik, wie sie Steiner besitzt und die man sich nicht in einigen Tagen aneignet.

Die Beobachtungen, die ich an Haifischen gemacht habe, sprechen weder für noch gegen die Lokalisation des chemischen Sinnes in der Nase. Dagegen möchte ich erwähnen, dass derjenige Grund, den man für feines „Riechvermögen“ gerade der *Scyllien* angeführt hat, die scheinbare Tagblindheit, nicht in einer so direkten Beziehung zur Ausbildung des chemischen Sinnes stehen kann, wie behauptet wird. Denn bei dem keineswegs tagblinden *Pristiurus* ist, wie ich feststellen konnte, die Nasenkapsel und der entsprechende Hirnteil, der sog. *Lobus olfactorius*, nicht geringer entwickelt als bei *Scyllium*, die Nasenkapsel ist sogar eher grösser. Übrigens ist ja auch, wie erwähnt, die Tagblindheit der *Scyllien* nicht so ernst zu nehmen.

Die Annahme, dass die Äusserung des chemischen Sinnes, welche *Scyllium* bei der Nahrungssuche bemerken lässt, auf Thätigkeit der gesamten Haut beruht, halte ich für nicht wahrscheinlich, trotz der hochgradigen chemischen Reizbarkeit der Hautsinnesorgane. Die Reizbarkeit ist zwar eine so grosse, dass man annehmen dürfen wird, sie werde auch vom freilebenden Tiere verwertet, indem es mittelst derselben gewisse chemische Eigenschaften des Wassers (Verunreinigungen) unter Umständen bemerken wird. Mit Erkennung der Nahrung aber hat das Geschmacksvermögen der Haut wohl nichts zu thun, kein Versuch spricht dafür, viele dagegen. Obgleich selbst die Haut des hinteren Körperendes geringe chemische Reize deutlich percipiert, ist es mir nie gelungen, durch einen von den Nahrungsstoffen ausgehenden (anziehenden) Geschmacksreiz eine Wirkung auf den Haifisch zu beobachten. Ein Fischfleischstück wird ebensowenig von einem Haie wahrgenommen, wenn es dicht bei seinem

Schwanze liegt, als wenn es, um die Körperlänge entfernt, vor dem Kopfe des Haies liegt. Liegt das Fleischstück lange Zeit dort, so kann es später noch wahrgenommen werden, aber offenbar durch langsame Verbreitung der schmeckbaren Stoffe nach dem Kopfe hin. Niemals kommt es vor, dass ein Hai (von einer Länge von 20 und mehr cm) nach einem neben seinem Schwanzende liegenden Fleischstücke direkt sich hinwendet.

Am wahrscheinlichsten bleibt es immer, dass die Nase die Haifische beim Nahrungssuchen mittelst des chemischen Sinnes leitet, erwiesen ist dies jedoch noch nicht.

Amphibien.

Von Amphibien habe ich nur Tritonen zu Versuchen herangezogen, und zwar hatte ich zufällig Gelegenheit, einige Exemplare des schönen *Triton viridescens* eingehender zu untersuchen. Ausserdem habe ich auch unsere einheimischen Arten zum Vergleiche verwendet. Der Erfolg war überall der gleiche: In der Mundgegend ist hohe Geschmacksempfindlichkeit nachzuweisen, der Rumpfhaut sowie dem Schwanze fehlt Schmeckvermögen gänzlich. Chinin und Cumarin werden nur am Kopfe bemerkt und reizen hier heftig.

Die Versuche Graber's, welche ergaben, dass Tritonen, deren Kopf mit einer wasserdichten Decke überzogen war, salzhaltiges Wasser immer noch von salzfreiem zu unterscheiden vermochten und letzteres vorzogen, widersprechen meinen Versuchen nicht. Sie sind nicht als Nachweis von Schmeckvermögen der Haut, wie Graber meinte, anzusehen. Das Salz konnte ganz langsam auf die Haut einwirken und irgendwelche andere Nerven erregen. Eine Empfindung, die sich erst im Laufe einer Viertelstunde entwickelt, kann man nicht Schmecken nennen.

Bemerkungen über die Seitenlinie der Fische und Amphibien.

Auf Grund meiner Versuche teile ich die heutzutage herrschend gewordene Ansicht, dass die Seitenorgane der Fische und Amphibien nicht dem chemischen Sinne dienen. Bei keinem Fische, dessen einzige Hautsinnesorgane nachgewiesenermassen die Seitenorgane oder Nervenendhügel sind, konnte ich Schmeckvermögen der Haut nachweisen. Wo ich solches fand, gibt es, nach Angaben früherer Untersucher, immer becherförmige Endknospen. Mit einiger Wahrscheinlichkeit dürften diese als Schmeckorgane bezeichnet werden. Doch möchte ich keine bestimmte Ansicht in dieser Beziehung aussprechen, da meine Untersuchungen noch nicht ausgedehnt genug sind. Dagegen muss ich darauf hinweisen, dass ich, wie aus dem obigen ersichtlich, Schmeckvermögen der Haut bei verschiedenen Fischen mit Entschiedenheit in Abrede stellen muss, bei welchen zahlreiches Vorkommen von Endknospen in der Haut angegeben wird. Hier können nur ausgedehnte Untersuchungen an zahlreichen Fischen, besonders den lebhafteren und reaktionsfähigeren Meerfischen, und zwar kombiniert aus experimenteller und histiologischer Untersuchung, die Frage spruchreif machen. Wie es scheint, werden wir darauf hinauskommen, dass eine Art Geschmacksorgane in der Fischhaut durch Endknospen vertreten sein könne, dass aber nicht alle Endknospen Geschmacksorgane sind. Ein wirkliches Schmeckvermögen, wie es der Mensch und viele Tiere im Munde besitzen, scheint bei allen Fischen und Amphibien der äusseren Haut zu fehlen. Jn jedem Falle kann ich mich nicht auf den Standpunkt von Schwalbe stellen, welcher sagt: „Nach der Auffindung ganz ähnlicher Gebilde an der Stelle der Zunge der Säugetiere und der Menschen, welche von allen Physiologen als schmeckend anerkannt ist, kann wohl über die Bedeutung der „„becherförmigen Organe"" der Fische auch nicht mehr der leiseste Zweifel herrschen."

Ich habe den schon früher mehrfach gemachten Versuch wiederholt, die Funktion der Seitenorgane aus dem Erfolge der Durchschneidung des Seitennerven zu vermitteln, allein mit geringem Glück. Verschiedenen Schuppfischen und Barben habe ich den Seitennerven teils durchschnitten, teils ein Stück excidiert (dicht hinter dem Kopfe), teils den ganzen Nerven extrahiert, was leicht zu machen ist. Bei einseitiger Zerstörung der Nerven fand ich zuweilen leichte Störungen der Orientierung im Raume und der Coordination der Bewegungen (Schuppfisch). Nach beiderseitiger Nervendurchschneidung bei *Barbus fluviatilis* benahm sich dieses Tier ganz wie ein unverletztes. Die einzige sichtbare Wirkung der Operation war eine blasse Verfärbung der Haut von 1 cm hinter der Schnittstelle bis zum Schwanze. Diese hielt einen Tag lang an. Schwimmen konnte das Tier wie ein normales. Am fünfzigsten Tage nach der Operation war das Tier noch ebenso gesund und munter, frass auch öfters. Die Sektion ergab an diesem Tage völlige Degeneration des peripheren Nervenstückes, das zentrale Ende war normal bis auf das äusserste Stück.

Amphioxus lanceolatus.

Den Lanzettfisch erhielt ich in Neapel in grosser Zahl, jedoch boten, wie vorauszusehen, die Versuche an diesem berühmten Tiere wenig bemerkenswertes. Amphioxus verhält sich gegen Reize, speziell solche chemischer Art, viel eher wie ein Wurm als wie ein Fisch.

Am ganzen Körper besteht Empfindlichkeit für chemische Reize ziemlich in gleichem Masse. Die Reaktion ist stets dieselbe, das Tier schlängelt sich lebhaft fort, wenn es frei lag, es zieht sich in den Sand zurück, wenn es aus diesem nur Kopf oder Schwanz hervorstreckte. Selbst die Schwanzspitze ist noch für chemische Reize schwächsten Grades, wie Vanillin, empfindlich. Dass die als Riechwerkzeug bezeichnete Wimpergrube am Kopfe zum mindesten nicht das alleinige Organ des chemischen Sinnes ist, ergiebt sich schon daraus, dass der Kopf nicht empfindlicher ist als der Schwanz und übrige Körper. Noch entscheidender aber ist die Thatsache, dass die Reaktion unverändert bleibt, wenn man die Vorderspitze des Körpers in der Länge von etwa 3 mm abschneidet.

Über einige weitere theoretisch interessante Versuche mit Amphioxus habe ich oben berichtet (pg. 58 f).

Amphioxus zeigt deutliche photoptische Wahrnehmungen, d. h. Lichtempfindlichkeit ohne Beteiligung von Augen. Lässt man eine Schale mit Amphioxus, welche keinen Sand zum Verkriechen enthält, von einem undurchsichtigen Deckel bedeckt einige Minuten stehen und nimmt nun an heller Stelle den Deckel ab, so zucken alle Tiere, viele suchen mit den bekannten schlängelnden Bewegungen zu entfliehen. Es braucht nicht einmal direktes Sonnenlicht zu sein, welches die Tiere trifft, es genügt vielmehr auch zerstreutes Tageslicht, um Reaktion zu erzeugen.

Davon, dass nicht Erschütterung oder Luftzug die Tiere erregt, überzeugt man sich, wenn man den Versuch an wenig heller Stelle ausführt, oder einen Glasdeckel statt des undurchsichtigen verwendet.

Tiere, denen das vordere Körperende, etwa 3 mm lang, abgeschnitten ist, reagieren ganz ebenso sicher und stark. Die Lichtempfindlichkeit ist also nicht an die als Auge beschriebene pigmentierte Körperstelle geknüpft, sondern ist entweder eine Eigenschaft der Wechselsinnesorgane der Haut, oder sie beruht auf direkter Erregung des Rückenmarks durch das Licht.

Nachtrag.

Eine weitere exakte Bestätigung meiner Ansicht, dass die Diffusion von Gasen im Wasser eine äusserst langsame ist, und dass das Eindringen eines Gases ins Wasser nur auf dem Wege der Absorption erfolgt, sehe ich in einer neuen Mitteilung von Hoppe-Seyler,[1]) aus welcher u. A. hervorgeht, dass, wenn luftfrei gemachtes Wasser mit Luft in Berührung gebracht wurde, „nach 14tägigem Kontakte die noch nicht 1 Meter hohe Wassermasse in ihren unteren Schichten kaum zur Hälfte mit absorbiertem Sauerstoff und Stickstoff gesättigt war, dass ausserdem diese sehr geringe Geschwindigkeit des Eindringens der Gasmoleküle in das Wasser mit dem Vorschreiten der Sättigung der Lösung noch mehr und mehr abnahm."

Hieraus scheint mir mit Sicherheit hervorzugehen, dass es keine Diffusion von Gasen im Wasser giebt, welche von der Absorption unabhängig wäre, denn wenn die Gase auf irgend welche Weise in die Tiefe des Wassers rasch eindringen könnten, würde das Wasser in der Tiefe nicht so lange frei von absorbierten Gasen bleiben, wie es nach Hoppe-Seyler's Versuchen thatsächlich der Fall ist.

Noch in anderer Weise habe ich eine Bestätigung meiner Ansicht erhalten, dass die Fische nicht riechen, oder auch nur auf weitere Entfernungen hin zu schmecken vermögen. Der Vorstand des hiesigen Fischerei-Vereins, welcher selbst ein eifriger Fischer ist, sagte mir, er habe niemals bei Fischen Äusserungen des Schmeckens in die Ferne bemerkt, obgleich er ausdrücklich auf diesen Punkt geachtet habe. Auch sei er der Ansicht, dass nur Fischer, die nichts von ihrem Handwerk verstehen, auf stark riechende Köder beim Fischfange Wert legen könnten. Die meisten derartigen Angaben beruhen auf Aberglauben, und alle die sog. Fischwitterungen, welche „unfehlbar Fische auf grösste Entfernungen anlocken", seien Schwindel. Versuche, welche direkt darauf hinzielten, festzustellen, ob Aalreusen mehr besucht würden und besser funktionierten, wenn sie Leber oder dergl. als Köder enthielten, ergaben ein negatives Resultat.

Der feine Geruchssinn der Fische existiert eben nur in der Einbildung, er ist eine Sage, wie es eine Sage ist, dass man Aale auf's Land locken könne, wenn man Erbsen neben das Wasser pflanzt. Diese sollten die Aale riechen und dadurch aus dem Wasser gelockt werden.

[1]) Weitere Versuche über die Diffusion von Gasen im Wasser. Zeitschr. f. physiol. Chemie, XIX. Bd. 1894.

Litteraturverzeichnis.

Die Zahlen hinter den Autornamen im Texte verweisen auf die einzelnen Nummern des Litteraturverzeichnisses. In das Verzeichnis aufgenommen sind möglichst alle diejenigen Schriften, welche sich mit dem Geruchs- und Geschmackssinne und ihren Organen, sowie mit verwandten, hierhergehörigen Sinnesorganen ausschliesslich oder auch nur gelegentlich befassen. Vollständigkeit konnte natürlich nicht einmal annähernd erzielt werden. Auch sind mir manche der hier aufgezählten Arbeiten, besonders aus älterer Zeit, weder im Original, noch im Referat zugänglich gewesen.

Eine Anzahl in diesem Litteraturverzeichnis nicht angeführter Schriften ist unter dem Texte in Anmerkungen namhaft gemacht.

Folgende Schriften sind mir teils erst nach Abschluss des Litteraturverzeichnisses bekannt geworden, teils durch ein Versehen im Verzeichnisse ausgelassen worden.

Drost, K. Über das Nervensystem und die Sinnesepithelien der Herzmuschel (*Cardium edule* L.) nebst einigen Mitteilungen über den histologischen Bau ihres Mantels und ihrer Siphonen. Dissertation (Kiel.) Morphol. Jahrb. Bd. XII.

Kölliker, A. Über das Geruchsorgan von Amphioxus. Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1843 pg. 23.

Rawitz, B. Der Mantelrand der *Acephalen*. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. Bd. 22 (1888), Bd. 24 (1890), Bd. 27 (1892).

Retzius, G. Über Nervenendigungen an den Parapodienborsten etc. Biologiska föreningens förhandlingar. Verhandlungen des biologischen Vereins in Stockholm. Bd. III. 1891.

Retzius, G. Biologische Untersuchungen.

Neue Folge IV. 1) Das sensible Nervensystem der Polychäten.
2) Das sensible Nervensystem der Mollusken.
3) Die Nervenendigungen in dem Geschmacksorgan der Säugetiere und Amphibien.
4) Die Nervenendigungen in den Endknospen, resp. Nervenhügeln der Fische und Amphibien.
V. 10) Über Geschmacksknospen bei Petromyzon.

Samassa, P. Über die Nerven des augentragenden Fühlers von *Helix pomatia*. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. u. Ontog. der Tiere (herausgeg. von Spengel) Bd. 7.

Zoja, R. Alcune ricerche morfologiche e fisiologiche sull'Hydra. Pavia 1890.

1. *Andreae, J.,* Beiträge zur Anatomie u. Histologie des Sipunculus nudus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 36. 1882.
2. *Apathy, St.,* Analyse der äusseren Körperform der Hirudineen. Mitteil. a. d. zool. Station Neapel. Bd. 8.
3. — Die Lang'schen leeren Ringe, bes. bei Hirudo medicinalis. Zool. Anzeiger. Jahrg. 13. Nro. 337 Juni 1890.
4. *Arndt, Rudolf,* Artikel: „Empfindung" in Eulenburg's Realencyclopädie der gesamten Heilkunde 2. Auflage, 1886.
5. *Arnstein, C.,* Die Endapparate des Geschmacksnerven. Neurolog. Centralblatt. Jahrg. 12. 1893. 1. März; Bericht aus der Gesellsch. v. Neuropathologen und Psychiatern an der Universität zu Kasan. Sitz. 21. Nov. 1892.
6. *Aronsohn, Eduard,* Experimentelle Untersuchungen zur Physiologie des Geruchs. Arch. f. Physiol. v. Dubois-Reymond. 1884.
7. — Beiträge zur Physiologie des Geruchs ibid. 1884. (Referat.)
8. *Ayers, H.,* Beiträge zur Anat. und Physiol. der Dipnoer. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. 18. (Geschmacksorgan bei Ceratodus auf Papillen der Mundschleimhaut).
9. *Babuchin,* „Das Geruchsorgan" in S. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen u. d. Tiere. Leipzig. 1872. S. 964—976 (bespricht u. A. Riechorgane verschiedener Wassertiere).
10. *Balbiani, G.,* Note sur les antennes servant aux insectes pour la recherche des sexes. Ann. Soc. Ent. france. 4. Série t. 6. 1866. Bullet. p. XXXVIII.
11. *Baster,* Over het Gebruik der Sprieten, in Verhandelingen uitgegeven door de Holl. Maatschappij van Wetenschappen te Haarlem 1762.
12. — Observationes in usum antennarum Insectorum in: Commentarii de rebus in scientia natur. et medicina gestis. Vol. XVIII Lipsiae.
13. *Beard, J.,* The System of Branchial Sense organs and their associated Ganglia in Ichtyopsida etc. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 26. 1885.
14. — On the segmental sense organs of the lateral line, and on the Morphology of the Vertebrate auditory organ. Zool. Anz. Jahrgang 1884.
15. *Beard, J.,* Morphological studies Nro. 4. The nose and Jacobson's organ. Zool. Jahrbücher. Morph. Abteil. Bd. 3. p. 727—752.
16. *Béaunis, H.,* Des différents sens chez les animaux. Revue Scientif. Paris tome 43. p. 749—753.
17. *Becher,* Zur Kenntnis der Mundteile der Dipteren. Denkschriften der Akademie der Wissenschafen. Wien. Bd. XLV. 1882.
18. *Bellonci,* Systéme nerveux et organes de sens du Sphaeroma serratum. Acad. d. Linc. Mem. III Ser. t. X. 1881—1882.
19. *Van Beneden,* Sur le siège du goût dans la carpe. Bullet. de l'Acad. Belg. 1833. t. 2. p. 103.
20. *Bernard, F.,* Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sc. Nat. Zoologie 7. série t. 9. 1890 und Separ. Paris 1890.
21. *Berté,* Contribuzione all'anatomia ed alla fisiologia delle antenne degli afanittieri. Atti Reale Acad. dei Lincei. Vol. II. 1877—78.
22. *Bertkau, Ph.,* Bemerkungen zu Schimkewitsch's Notiz: „Sur un organe des sens des Araignées." Zool. Anzeiger, VIII Jahrg. Nro. 1885. 204.
23. *Bidder,* Artikel „Riechen" und Art. „Schmecken" in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie.
24. *De Blainville,* Principes d'anatomie comparée. I. p. 339.
25. *Blanc,* Die Amphipoden der Kieler Bucht nebst einer histologischen Darstellung der Calceoli. Verh. der Leop.-Carol. Akad. der Naturforscher. 1885.
26. *Blanchard,* Metamorphoses, moeurs et instincts des Insectes. Paris 1868.
27. *Blaue, J.,* Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien, namentlich über Endknospen als Endapparate des Nervus olfactorius. Arch. Anat. u. Physiol. Anat. Abteil. 1884.
28. — Über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. Zool. Anz. Jahrg. V Nro. 127.
29. *Bodenstein, E.,* Der Seitenkanal von Cottus gobio. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 37. 1882.

30. *Böhmig, L.*, Zur Kenntnis der Sinnesorgane der Turbellarien. Zool. Anz. Jahrg. X. p. 489.

31. *Boll, F.*, Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 1869. Suppl.

32. *Bolles Lee, A.*, Nota interno alla struttura intima dei bilancieri dei ditteri. Bull. Soc. Ent. Ital. Anno 17. p. 96—99. u- Arch. Sc. Physiq. Nat. Genève t. 13. p. 110.

33. — Les balanciers des Diptères, leurs organes sensifères et leur histologie. Recueil. zool. Suisse. t. 2. p. 363.

34. — Bemerkungen über den feineren Bau der Chordotonalorgane. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1883.

35. *Bonsdorff*, Fabrica usus et differentiae palparum in insectis. Dissertatio Aboae. 1792.

36. *Breitenbach, W.*, Beiträge zur Kenntnis des Baues des Schmetterlingsrüssels. Jen. Zeitschrift für Naturwissensch. Bd. XV.

37. *Brewer, W. H.*, The sense of smell in animals. Nature Vol. 7. 1873. p. 360—361.

38. *Bronn* und *Keferstein*, Klassen und Ordnungen der Weichtiere III. 2. p. 1200 ff. u. a. Stellen.

39. *Brullé*, Observations sur la bouche des Libellules. Ann. Soc. Entome. de France. II. p. 345. 1833.

40. *Buchner*, Die chemische Reizbarkeit der Leucocyten und deren Beziehung zur Entzündung und Eiterung. Berliner klinische Wochenschrift 1890.

41. *Buchner, O.*, Beiträge zur Kenntnis des Baues der einheimischen Planorbiden. Dissertation (Leipzig). Stuttgart 1891.

42. *Burmeister*, Handbuch der Entomologie. Bd. I p. 60. Berlin 1832.

43. — Beobachtungen über den feineren Bau des Fühlerfächers der Lamellicornier, als eines mutmasslichen Geruchswerkzeuges. (D'Alton u. Burmeisters Zeitung f. Zool. Zoot. u. Paläozool. 1848. Bd. 1. p. 49—56, 67.

44. *Bütschli*, Über die nervösen Endorgane an den Fühlern der Chilognathen etc. Biol. Centr. Bl. Bd. 4. Nro. 4.

45. *Chadima, T.*, Über die von Leydig als Geruchsorgane bezeichneten Bildungen bei den Arthropoden. Mitteil. d. naturwissenschaftl. Ver. f. Steiermark. 1873. p. 36—44.

46. *Chatin, J.*, Les organes des sens dans la série animale. Leçons d'anatomie et de physiologie comparées faites à l'a Sorbonne. Paris 1880.

47. — Morphologie générale des organes des sens. Revue scientif. Nro 30. 1878. p. 700—702.

48. *Chun, C.*, Das Nervensystem und die Muskulatur der Rippenquallen. Abhandl. der Senckenbergischen Ges. Bd. XI. 1878.

49. — Die Ctenophoren des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Leipzig 1880.

50. *Claparède*, Sur les prétendus organes auditifs des Antennes chez les Coléoptères Lamellicornes et autres Insectes. Ann. scienc. nat. 4. Ser. t. X 1858.

51. — Recherches sur certaines cavités des antennes qu'on avait à tort considérées comme le siège de l'ouïe chez les insectes. Compt. Rend. t. 48. 1859. p. 921—922.

52. *Clarke*, Newman's remarks on the antennae of insects. Magaz. of nat. hist. Vol. II 1838.

53. *Claus, C.*, Über die Organisation der Cypridinen. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 22.

54. — Über die Geschlechtsdifferenzen von Halocypris. ibidem.

55. — Die Halocypriden des Atlantischen Oceans und Mittelmeeres. Wien 1891.

56. — Bemerkungen über Phronima sedentaria Forsk. u. elongata. n. sp. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 12.

57. — Die freilebenben Copepoden mit besonderer Berücksichtigung Deutschlands. Leipzig 1863.

58. — Über den Bau und die Entwicklung von Achtheres percarum. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 12.

59. — Über die blassen Kolben und Cylinder an den Antennen der Copepoden und Ostrakoden. Würzburger naturwissenschaftl. Zeitschrift. Bd. I 1860.

60. — Über die von Lespès als Gehörorgane bezeichneten Bildungen der Insekten. Müller's Archiv. p. 552—563. 1859.

61. *Clemens*, On the functions of the antennae of Insects. Zoologist. Vol. 18. 1860. p. 6898—6899.

62. *Cloquet*, Osphrésiologie oder die Lehre von den Gerüchen. Weimar 1824.

63. *Comparetti*, Dinamica animale degli insetti. II. Padova. 1800.

64. — De aure interna comparata. Patavii 1789.

65. *Cornalia*, Monographia del Bombice del Gelso. Milano. 1856.

66. *Dahl*, Das Gehör- und Geruchsorgan der Spinnen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIV. 1885.

67. — Versuch einer Darstellung der psychischen Vorgänge in den Spinnen. Vierteljahrsschrift f. wissensch. Philosophie 1884.

68. — Zur Anatomie der Araneen. Zool. Anz. Jahrg. 8. p. 241.

69. *Dessoir, M.*, Über den Hautsinn. Archiv. f. Anat. u. Physiol., Physiabteil. 1892. S. 175—339. Referat in Biolog. Centralblatt Bd. XII. 1892. Nro. 22.

70. *Dogiel, A.*, Über den Bau des Geruchsorgans bei Fischen und Amphibien. Biolog. Centralbl. Bd. 6.
71. — Über den Bau des Geruchsorgans bei Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29. p. 74—139.
72. *Dönhoff*, Eichstädter Bienenzeitung Jahrg. 1854 p. 231 und 1855. p. 44. (Experimente, welche für Sitz des Geruchssinnes in den Fühlern sprechen).
73. *Driesch*, Odorat des Insectes. Journal l'Institut, 7. année Nro. 294. 1839.
74. *Dubois, R.*, Sur la physiologie comparée des sensations gustatives et tactiles. Compt. rend. t. CX p. 473—475.
75. — Sur la physiologie comparée de l'olfaction. Compt. rend. t. CXI. p. 66—68.
76. — Sur la perception des radiations lumineuses par la peau. Compt. rend. t. CX. p. 358—360.
77. — Sur le mécanisme des fonctions photodermatiques et photogéniques dans le siphon du Pholas dactylus. Compt. rend. t. CIX. p. 233 et. p. 326.
78. *Dufour, Léon*, Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Coléoptères. Ann. des Sc. nat. VIII. 1826.
79. — Quelques mots sur l'organe de l'odorat et sur celui de l'ouie dans les insectes. Actes de la Soc. Lin. de Bordeaux. t. XVII. livr. 3. et 4. 1850.
80. *Dugès*, Traité de physiologie comparée 1838. (p. 161).
81. *Duméril*, Rapport sur un mémoire de M. Ch. Lespès rélatif a l'appareil auditif des insectes. Annal. des sciences naturelles. 4. me série, Zoologie Bd. 9.
82. — Dissertation sur l'organe de l'odorat et sur son existence dans les insectes. Magazin encyclopédique an 5.
83. — Considérations générales sur la classe des Insectes. Paris 1823. p. 25.
84. *Duponchel*, Sur l'usage des antennes chez les insectes. Dissertation. Ann. Soc. entom. France. X. 1841.
85. — Reflexions sur l'usage des antennes dans les insectes. Revue zool. 1840.
86. *Dybowski, B.*, Neue Beiträge zur Kenntnis der Crustaceenfauna des Baikalsees. Bull. Soc. Nat. Moscou t. 89. Part. 2. (Geschmacksborsten an den Mundteilen von Asellus).
87. *Ebert*, Über die Bedeutung der Antennen bei den Insekten. Sitzber. d. Ges. Isis. Dresden 1877. (1878.) p. 133.
88. *Eimer, Th.*, Über künstliche Teilbarkeit und über das Nervensystem der Medusen. Bericht der 50. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in München 1877. S. 182.
89. — Die Medusen physiologisch und morphologisch auf ihr Nervensystem untersucht. Tübingen, Laupp 1879.
90. *Eimer, Th.*, Zoologische Studien auf Capri I. Über Beroë ovatus. Leipzig 1873.
91. *Eisig, H.*, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte nebst Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Physiologie. Herausgegeben von der zool. Station zu Neapel. 1887.
92. — Die Seitenorgane und becherförmigen Organe der Capitelliden. Mitteil. d. zool. Station Neapel. Bd. 1. Heft 2.
93. *Engelmann, Th. W.*, Die Geschmacksorgane; in S. Stricker's Handb. d. Lehre v. d. Geweben des Menschen u. d. Tiere. Leipzig 1872 S. 822—838.
94. — Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und tierischer Organismen. Pflüger's Arch. f. Phys. Bd. 25.
95. *Erichson*, De fabrica et usu antennarum in Insectis. Ann. Soc. entom. France. Tom. VII. 1838.
96. *Fischer*, Description d'une nouvelle espèce du genre Edwardsia Quatrefages. Bull. Soc. Z. France 13. année. p. 22—23.
97. — Contribution à l'Actinologie française. Archives de Zoologie expérim. et génér. (2) t. 5 p. 381—442.
98. *Flemming, W.*, Über Organe vom Bau der Geschmacksknospen an den Tastern verschiedener Mollusken. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 23.
99. — Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken ibid. Bd. 6.
100. — Zur Anatomie der Landschneckenfühler und zur Neurologie der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 22.
101. — die haaretragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 5. p. 415.
102. *Fol, H.*, Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Rippenquallen. Inauguraldissertation, Jena 1869.
103. *Forel, A.*, Les Fourmis de la Suisse. Bâle 1874.
104. — Der Giftapparat und die Analdrüsen der Ameisen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30. p. 61.
105. — Beiträge zur Kenntnis der Sinnesempfindungen der Insekten. Mitteil. des Münchener entomolog. Vereins. 2. Jahrg. 1. Heft. 1878.
106. — Expériences et remarques critiques sur les Sensations des Insectes. Recueil zoologique Suisse. T. IV. Nro. 1 et. 2. 1886/1887. Genève-Bâle.
107. — Etudes myrmécologiques en 1884. Avec une description des organes sensoriels des antennes. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. Tom. XX. p. 316—380.
108. *Fourcroy*, Mémoire sur l'esprit recteur etc. Ann. de chim. 1798. p. 232. t. XXVI. (Alle Stoffe riechen, wenn sie flüchtig werden).

109. *Fröhlich*, Über einige Modifikationen des Geruchssinnes. Sitz. Ber. Wien. Akad. Math. nat. Klasse 1851 VI. (profuse Sekretion stört nicht den Geruch.)

110. — Die Fühlhörner bei den Insekten. Ausland, 50. Jahrg. 1877. p. 508—510.

111. — Zur Funktion der Fühler bei den Insekten (Auszug): Naturforscher. 10. Jahrg. 1877. p. 268.

112. *Garnier, J.*, De l'usage des antennes chez les insectes. Mém. Acad. Scienc. Amiens. 2. Sér. T. 1. 1858—60. p. 489—501.

113. *Gazagnaire, J.*, Organes de la gustation chez les coléoptères. Proc. verb. de la Soc. Zool. de France 1886 und Comptes rendues de l'acad. des. sc. t. 102. p. 629.

114. *Gegenbaur*, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1855. p. 192 und 201.

115. *Giesbrecht*, Die freilebenden Copepoden der Kieler Föhrde. 4. Bericht d. Commiss. z. Untersuchung der deutschen Meere.

116. *Goureau*, Sur les antennes des insectes. in: Ann. Soc. entom. France. Tom. X. 1841.

117. *Gottschau*, Geschmacksorgane der Wirbeltiere. Biol. Centr. Bl. Bd. 2. Nr. 8.

118. *Graber, V.*, Vergleichende Grundversuche über die Wirkung und die Aufnahmestellen chemischer Reize bei den Tieren. Biol. Centralblatt. Bd. V. Nro. 13. 1885.

119. — Über die Empfindlichkeit einiger Meertiere gegen Riechstoffe, Biol. Centr. Blatt. 8. Bd. p. 743—754.

120. — Über neue otocystenartige Sinnesorgane der Insekten. (M. 2. Taf.) in Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI. 1879. p. 36—57.

121. — Die chordonotalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XX. 1882.

122. — Die Naturkräfte. Bd. XXI. Die Insekten. München 1877.

123. *Grimm, O. v.*, Beitrag z. Anatomie d. Fühler d. Insekten. (M. Abbildg.) in: Bull. de l'Acad. imp. St. Petersburg. T. 14. 1870. pg. 66—73.

124. *Grobben*, Über bläschenförmige Sinnesorgane und eine eigentümliche Herzbildung der Larve von Ptychoptera contaminata. Sitzungsber. der Acad. der Wissensch. zu Wien. LXXII. 1875.

125. *Haeckel, Ernst*, Ursprung und Entwicklung der Sinneswerkzeuge. Kosmos 4. Bd. 1878—79. p. 20—32, 99—114.

126. — Die Familie der Rüsselquallen (Medusae Geryonidae). Jenaische Zeitschrift f. Med. u. Naturw. Bd. I u. II, 1864 u. 1866.

127. *Haller, Béla*, Untersuchungen über marine Ripidoglossen. Morphol. Jahrb. 1884. Bd. 9. p. 1—98.

128. *Haller, G.*, Zur Kenntnis der Sinnesborsten der Hydrachniden. Archiv für Naturgesch. von Wiegmann. 48. Jahrg. 1. Heft.

129. *Hamann, O.*, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 39.

130. *Hancock*, Observations on the olfactory apparatus in the Bullidae. Annales of Nat. Hist. 1852 t. G.

131. *Hancock and Embleton*, On the Anatomy of the Eolis. ibid. 2e série 1849. t. 3.

132. *Hauser, G.*, Physiologische u. histiologische Untersuchungen üb. d. Geruchsorgane d. Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 34. 1880. p. 367—406.

133. — Recherches physiologiques et histiologiques sur l'organe de l'odorat chez les insectes. Arch. Zool. exp. et génér. T. 8. 1879—80. N. et R. p. LXI—LXII.

134. *Hertwig, O.*, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893. (Daselbst auf p. 101 zahlreiche Litteraturangaben überReizbarkeit der Zelle.)

135. *Hertwig, O. u. R.*, Über d. Nervensystem u. d. Sinnesorgane d. Medusen. Jenaische Ztschr. 11. Bd. 1877. p. 355—374.

136. — Das Nervensystem u. d. Sinnesorgane d. Medusen. Monographisch dargestellt. M. 10 lith. Taf. Leipzig. F. C. W. Vogel, 1878.

137. *Hicks*, On a new structure in the antennae of insects. Journal of the Proc. of the Linnean society. Zool. Vol. XXII. 1857.

138. — Further remarks on the organ found in the bases of the halteres and wings of insects. Transactions Linnean Soc. Vol. XXII. pars II 1857.

139. — On certain sensorial organs in insects, hitherto undiscribed. Ann. of nat. history. III. Ser., Vol. IV. 1859.

140. — Further Remarks on the Organs of the Antennae of Insects described in a Paper published in the Transactions of the Linnean Society. Vol. XXII. p. 155. in Trans. Linn. Soc. London Vol. 22. Pt. 4. 1859. p. 383—390.

141. — On certain Sensory Organs in Insects hitherto undiscribed. (With 2 Pl.) ibid. Vol. 23. P. I. 1860. p. 139—153. (Abstract.) und in Proc. Roy. Soc. London. Vol. 10. (1859/60). 1860. p. 25—26.

142. *Howell, W. H.*, and *Kastle* J. H. Note on the specific energy of the nerves of taste. Studies biol. Labor. John. Hopkin's Univ. IV. p. 13—18.

143. *Huber, P.*, Recherches sur les meurs des fourmis indigènes. Genève 1810.

144. *Hubrecht, A.*, Untersuchungen über Nemertinen aus dem Golf von Neapel. Niederl. Arch. Zool. 2. Bd. 1875. p. 127.

145. — Zur Anatomie und Physiologie des Nervensystems

der Nemertinen. Naturk. Verh. Koninkl. Akad. Amsterdam Deel. 20 1880. (Sep. Abdr. p. 27—36.)
146. — Contributions to the Embryology of the Nemertea. Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 26. 1886. p. 423.
147. *Jäckel, Andr. Joh.*, Ein Beitrag z. d. Frage, v. welchem Sinne d. Insekten bei Aufsuchung ihrer Nahrung geleitet werden. Correspbl. d. zool. mineral. Ver. Regensburg. 20. Jahrg. 1866. p. 99—103.
148. *Imhof,* Über die blassen Kolben an den vorderen Antennen der Süsswasser-Calaniden. Zool. Anz. VIII. Jahrg. Nro. 197. 1885.
149. *Jobert, M.*, Etudes d'Anatomie comparée sur les Organes du toucher etc. Ann. Sc. Nat. (5) tome 16. 1872.
150. *Joseph, G.*, Über Sitz und Bau der Geruchsorgane bei den Insekten. Bericht der 50. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in München. 1877. S. 147.
151. — Zur Morphologie des Geschmacksorgans bei den Insekten. Ibidem S. 227.
152. *Jourdain,* Sur les cylindres sensoriels de l'Antenne interne des Crustacés. Compt. rend. t. XCI, 1880.
153. *Jourdan, Et.*, Les Sens chez les animaux inférieurs. Bibl. Scient. Contemp. 320 p., 48 Figg. Deutsch von *W. Marshall:*
153a. — Die Sinne und Sinnesorgane der niederen Tiere. Weber's naturwiss. Bibliothek Bd. 3. 1891.
154. — Structure histologique des téguments et des appendices sensitifs de Hermione hystrix et de Polynoë Grubiana. Archives de Zoologie expérimentale et générale (2) tome V. 1887.
155. — Les antennes des Euniciens. Comptes Rendues. t. CIII.
156. *Kirbach,* Mundwerkzeuge der Schmetterlinge. Zool. Anz. VI. Jahrg. Nro. 151. 1883.
157. *Kirby* und *Spence,* Über die Sinne der Kerfe. Isis 1829.
158. — Entomologie, herausgegeben von Oken. Stuttgart. 1823—1833.
159. *Kölliker, A.*, Über Geruchswerkzeuge der Cephalopoden. Froriep's N. Notizen. Bd. XXVI. p. 166.
160. *Kollmann,* Die Cephalopoden in der zool. Station des Dr. Dohrn. Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. 26.
161. *Kräpelin, C.*, Die Geruchsorgane der Gliedertiere. Hamburg 1883. Osterprogramm des Johanneums.
162. — Zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie des Rüssels von Musca. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 39. 1883.
163. — Über die Mundwerkzeuge der saugenden Insekten. Zool. Anz. V. Jahrg. Nro. 124. 1882.
164. *Künkel d'Herculais,* Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles. Première partie. Paris 1875. —
165. — Recherches sur l'organisation et le développement des Diptères et en particulier des Volucelles de la famille des Syrphides. Atlas. Paris 1881.
166. *Künkel et Gazagnaire,* Du siège de la gustation chez les insects diptères. Compt. rendus. t. XCV. 1881.
167. *Küster,* Zool. Notizen. (Die Fühlhörner sind die Riechorgane der Insekten). Isis von Oken. 1844.
168. *De Lacaze-Duthiers,* Du système nerveux des Mollusques gastéropodes aquatiques et d'un nouvel organ d'innervation. Arch. de Zool. experiment. 1872. t. 1. p. 437.
169. — Le système nerveux de Ancylus fluviatilis. Compt. Rendues de l'acad. des sc. t. C.
170. *Lankester and Bourne,* On the existence of Spengel's olfactory organ and of paired genital ducts in the Pearly Nautilus Pompilius. Q. Journ. Micr. Sc. Vol. 23.
171. *Layard,* Smell and Hearing in Insects. Nature. Vol. 18. 1878. p. 301—302.
172. *Lefebvre,* Note sur le sentiment olfactif des Insectes. Ann. Soc. entom. France. Tom VII. 1838.
173. *Lehmann,* De sensibus externis animalium exsanguium. Göttingae 1798.
174. — De antennis insectorum dissertatio prior, fabricam antennarum describens. Hamburgi 1799.
175. — De antennis insectorum dissertatio posterior, usum antennarum recensens. Hamburgi 1800.
176. *v. Lenhossék, M.*, Der feinere Bau und die Nervenendigungen der Geschmacksknospen. Vorläufige Mitteilung in Anat. Anz. 1893 Nro. 4.
177. — Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus. Arch. mikr. Anat. Bd. 39.
178. *Lespès,* Note sur la terminaison du nerf olfactif chez les Gastéropodes terrestres. Journ. de Conchyologie 1852 t. 3.
179. — Mémoire sur l'appareil auditif des Insectes. Ann. Sc. nat. 4 Sér. Tom IX. 1858.
180. *Lesser,* Insektentheologie. p. 262. 1740.
181. *Lessona,* Sull'anatomia dei polioftalmi. Estr. Mem. Accad. Torino. (2). t. 35. 1883. p. 14.
182. *Leuckart, R.*, Zoologische Untersuchungen. Giessen 1854. Heft 3. pg. 36. (Riechorgan der Wasserschnecken und Pterotrachea).
183. *Leydig, F.*, Über Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten. Mit 3 Tafeln. Arch. f. Anat. u. Phys. von Reichert und du Bois-Reymond. Jahrgang 1860. S. 265.

184. *Leydig, F.,* Über Organe eines sechsten Sinnes etc. Verhandlungen der Kais. Leopold. Carolinischen Akademie. Dresden 1868. Bd. 34.
185. — Tafeln zur vergleichenden Anatomie 1. Heft. Zum Nervensystem u. d. Sinnesorganen d. Würmer u. Gliederfüssler, Tübingen. Laupp. 1864.
186. — Naturgeschichte der Daphniden. 1860.
187. — Artemia salina nnd Branchipus stagnalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. 1851.
188. — Über Argulus foliaceus. Arch. f. Mikr. Anatomie. Bd. 33.
189. — Feinerer Bau der Arthropoden. Archiv f. Anat. u. Phys. 1855.
190. — Amphipoden und Isopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. Suppl. 1878.
191. — Larve von Corethra. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. 1851.
192. — Die Hautsinnesorgane der Arthropoden. Zool. Anz. IX. Jahrg. Nro. 222 und 223. 1886.
193. — Die Augen und neue Sinnesorgane der Egel. Arch. Anat. Phys. Jahrg. 1861.
194. — Über die Haut einiger Süsswasserfische. Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 3. 1850.
195. *Liégois,* Arch. physiol. norm. et. path. t. I. 1868. (Rotieren riechender Körper auf Wasser).
196. *Lorry,* Observations sur les parties volatiles et odorantes etc. Hist. et. mémoires de la Soc. roy. Méd. 1785. p. 300. (Nur zusammengesetzte Stoffe riechen).
197. *Lovèn, S.,* Etudes sur les Echinoidées. Kongl. Svenska Vetenskaps Akademiens Handlinger, Bandet 11. Nro. 7. p. 3.
198. *Lubbock, J.,* On some points in the Anatomy of Ants. Royal microscopical Society. 1883.
199. — On the Anatomy of Ants. Transactions of the Linnean Society 1879.
200. — Ameisen, Bienen und Wespen. Internat. wiss. Bibl. Bd. LVII p. 197 ff. 1883.
201. — Die Sinne und das geistige Leben der Tiere, insbesondere der Insekten. Ibid. Bd. LXVII.
202. *Mac Intosh, W.,* On the Central Nervous System, the Cephalic sacs, and other points in the Anatomy of the Lineidae. Journ. Anat. Phys. London. Vol. 10. 1876. p. 249.
203. *Madrid Moreno,* Über die morphol. Bedeutung der Endknospen in der Riechschleimhaut der Knochenfische. (Bericht von Emery). Biolog. Centralbl. Bd. 6.
204. *May, K.,* Über das Geruchsvermögen der Krebse nebst einer Hypothese über die analytische Thätigkeit der Riechhärchen. Dissertat. Kiel.
205. *Mayer, Paul,* Sopra certi organi di senso nelle antenne dei ditteri. Reale. Acad. dei Lincei. Anno CCLXXVI 1878—79.
206. — Zur Lehre von d. Sinnesorganen bei d. Insekten in zoolog. Anz. 2. Jahrg. 1879. p. 182—183.
207. *Meinert,* Bidrag til de danske Myrers Naturhistorie; kgl. danske Videnskabernes Selskabs Skrifter 5 Raekke nat. og. mat. Afd. V. Bd. 1860.
208. — Die Mundteile der Dipteren. Zool. Anz. V. Jahrg. Nro. 124. 1882.
209. *Merkel, F.,* Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock 1880.
210. *Milne Edwards, H.,* Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux t. XI. 1874.
211. *Mojsisovics, A.,* Kleine Beiträge zur Kenntnis der Anneliden. Sitz. Ber. Akad. Wien. 76. Bd. 1877.
212. *Moquin Tandon, A.,* Mémoire sur l'organe de l'odorat chez les Gastéropodes terrestres et fluviatiles. Annal. d. scienc. nat. 3me sér. Zoologie XV.
213. *Moseley, N., N.,* On the presence of eyes in the shells of certain Chitonidae etc. Quatr. Journ. Micr. Soc. 1885 p. 26.
Referat von *W. Marschall:* Über Sinnesorgane in der Schale der Chitonen. Biol. Centr.-Bl. 1886 p. 141.
214. *Müller, Fritz,* Die Maracujåfalter. Stettiner entomologische Zeitung. 1877 p. 494.
215. *Muncke,* Artikel: Geruch, in Gehler's physikalischem Wörterbuch 1828. (Geruchssinn bei Fischen).
216. *Nagel, Wilibald,* Die niederen Sinne der Insekten. Tübingen (F. Pietzcker) 1892.
217. — Der Geschmackssinn der Actinien. Zool. Anz. 1892. Nro. 400.
218. — Bemerkungen über auffallend starke Einwirkung gewisser Substanzen auf die Empfindungsorgane einiger Tiere. Biol. Centr. Bl. Bd. XII. 1892. Nro. 23 u. 24.
219. — Fortgesetzte Beobachtungen über polare galvanische Reizung bei Wassertieren. Pflüger's Arch. f. die ges. Physiol. Bd. 53.
220. — Versuche zur Sinnesphysiologie von Beroë ovata und Carmarina hastata. Pflüger's Archiv f. die ges. Phys. Bd. 54. 1893.
221. *Newport,* Insecta. Todds Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. II. p. 975. London.
222. — On the use of the Antennae of Insects. Transactions of the entomological Society. II. 1837—1840.
223. *Niemack, J.,* Der nervöse Endapparat in den Endscheiben der Froschzunge. Anat. Hefte v. Merkel u. Bonnet. Erste Abteil. II. Bd. Heft 2. 1892.

224. *Noll*, Einige Beobachtungen im Seewasser-Zimmer-aquarium. Zool. Anz. Bd. 2. 1879. p. 405.
225. *Öhrwall, Hjalmar*, Untersuchungen über den Geschmackssinn. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 2. 1890.
226. *The Organs* of Hearing and Smell in Insects. Amer. Naturalist. Vol. 4. 1871. p. 127.
227. *The Organs* of Smell in Insects. (Abstr.) ibid. Vol. 14. 1880. p. 597.
228. *Osborn*, Osphradium in Crepidula. Zool. Anz. Jahrg. 10.
229. — Spengels olfactory organ in Crepidula. Americ. Month. Micr. Journal Vol. 8.
230. *Paasch*, Über die Sinnesorgane der Insekten im Allgemeinen, von den Gehör- und Geruchsorganen im Besondern. Troschel's Archiv für Naturgeschichte Bd. XXXIX. 1873.
231. *Packard, A. S.*, On the occurence of organs probably of taste in the epipharynx of the Mecaptera (Panorpa and Boreus). Psyche Vol. 5 p. 158—164.
232. — Notes on the epipharynx and the epipharyngeal organes of taste in Mandibulate Insects. Ibid. p. 193—199, 222—228.
233. *Peckham, G. W.*, Some observations on the special sens of wasps. Proceed. of the Nat. Hist. Soc. of Wisconsin 1887.
234. *Perris*, Mémoire sur le siège de l'odorat dans les Articulés. Ann. Sc. nat. 3. Sér. Zool. Tom. XIV. 1850.
235. *Pfeffer*, Über chemotactische Bewegungen von Bacterien, Flagellaten und Volvocineen. Untersuchungen a. d. botan. Inst. zu Tübingen Bd. IV. 1888.
236. — Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuch. a. d. botan. Instit. zu Tübingen. Bd. I. 1884 Heft 3.
237. *Pierret*, Sur les antennes des Insectes. Ann. Soc. entom. France. Tom. X. 1841.
238. *Plate, L.*, Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. I. Die Anatomie der Gattungen Daudebardia und Testacella. Zool. Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere. Bd. IV.
239. *Plateau*, Une expérience sur la fonction des antennes chez la blatte (Periplaneta orientalis). Extrait des Comptes rendues de la Société Entomologique de Belgique. Séance du 5. Juin 1886.
240. — Expériences sur le rôle des Palpes chez les Arthropodes maxillés. Première partie. Palpes des Insectes Broyeurs 1885. Extrait de la Societé Zoologique de France 1885.
241. — Expériences sur le rôle des Palpes chez les Arthropodes maxillés. Deuxième partie. Palpes des Myriapodes et des Aranéides. Extrait du

Bulletin de la Société Zoologique de France t. XI. 1886.
242. — L'instinct mis en défaut par les fleures artificielles. Assoc. franç. pour l'avanc. scienc. Congrès de Clermont.-Ferrand. 1876.
243. *Pogojeff, L.*, Über die feinere Struktur des Geruchsorganes des Neunauges. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 31. pg. 1—14.
244. *Pollmann*, Der Geruchssinn der Bienen. Schweizer Bienenzeitung. N. F. 4. Jahrg. Nr. 5. 1880.
245. *Pollock and Romanes*, On Indications of the Sens of Smell in Actiniae. Journ. Linnean Soc. Vol. 16. p. 474—76 u. Journ. R. micr. Soc. Vol. 2. p. 635. (Auszug.)
246. *Porter*, Experiments with the Antennae of Insects. Amer. Natural. Vol. 17. p. 1235. Zool. Jahresber. 1883.
247. *Prouho, H.*, Du sens de l'odorat chez les étoiles de mer. Compt. rend. t. CX. p. 1343—1346.
248. *Quatrefages, A.*, Mémoire sur la famille des Polyophthalmiens. Ann. Sc. Nat. (3) tome 13 (1850) p. 14.
249. *Ramdohr*, Über das Geruchs- und Gehörorgan der Biene. Magazin der Gesellschaft naturf. Freunde in Berlin 1811.
250. *Ranke, J.*, Beiträge zur Lehre von den Übergangssinnesorganen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 25.
251. *Raschke, W.*, Die Larve von Culex nemorosus. Archiv f. Naturgesch. 53. Jahrg. Bd. I p. 155. 1887.
252. *Raspail, X.*, Sinnestäuschungen bei Insekten aus der Familie der Dytisciden. Bull. de la. soc. zool. France. t. 16. p. 202.
253. *Rath, O. vom*, Die Sinnesorgane der Antenne und der Unterlippe der Chilognathen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886.
254. — Beiträge zur Kenntnis der Chilognathen. Inaug. Diss. Bonn 1886.
255. — Die Hautsinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46.
256. — Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen. Zool. Anz. XIV. Jahrg. 1891.
257. *Rehfeld, Hermann*, Beiträge zur Naturgeschichte niederer Crustaceen (Cyclopiden und Cypriden). Dissertation, Jena 1884.
258. *v. Reichenau, W.*, Welche Bedeutung haben die geweihartigen Kiefer und Hörner der Blatthornkäfer. Kosmos Bd. 4. 1878—79, p. 56.
259. *Reichenbach, H.*, Allgemeines über Sinnesorgane. Vortrag. Bericht üb. d. Senkenberg. naturf. Ges. 1878—79 p. 127—156.
260. *Reukorgaan* der Insecten; door [Pieter] H[arting] in

Album der natuur. 1879. (Wetensch. bijblad) p. 71. (Nach Wolff „d. Riechorgan d. Biene.“).

261. *Reuter, Enzio,* Über den „Basalfleck“ auf den Palpen der Schmetterlinge. Zool. Anz. 1888. p. 500—503.

262. *Reuter,* Beiträge zur Untersuchung des Geruchssinnes. Zeitschrift f. klinische Medizin. Bd. 22. 1893.

263. *Richard,* Action de la cocaine sur les invertébrés. Comptes rendues de l'acad. d. sc. 1885.

264. *Robineau-Desvoidy,* Sur l'usage des antennes chez les insectes. Ann. Soc. ent. France. Tom. XI. 1842.

265. *Romanes, G. J.,* Prof. Eimer on the Nervous System of Medusae. Nature. Vol. 17. 1878. p. 200.

266. — The Physiology of the Nervous System of Medusae. (Abstract). Proc. Roy. Instit. of Great Britain. Vol. 8. (1875—78). 1879. p. 166—177.

267. *Romanes and Ewart,* Observations on the Physiology of Echinodermata. Jour. of Linnean Soc. Vol. 17. p. 131—137.

268. *Rösel,* Insektenbelustigungen. 1746.

269. *Rosenthal,* Über den Geruchssinn der Insekten. Reil's Archiv f. Physiol. Bd. 10. 1811. p. 427.

270. *A rovarok,* szaglásáról. (H. G.) Term. Tud. Kökl. 6. Köt. 1874. p. 426—427. Über d. Geruchsorgan d. Insekten.

271. *Ruland, F.,* Über die antennalen Sinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46.

272. *Saint-Loup, R.,* Sur les fossettes céphaliques des Nemertes. Compt. rend. tome CII. 1887. p. 1576.

273. *Salensky, W.,* Über die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 27. („Riechorgan“ der Salpen erwähnt.)

274. *Sarasin, P. B.,* Über 3 Sinnesorgane und die Fussdrüse einiger Pulmanaten. Arbeiten Zool. Inst. Würzburg Bd. 6. 1883.

275. *Sazepin,* Über den histol. Bau und die Verteilung der nervösen Endorgane auf den Fühlern der Myriapoden. Mém. de l'acad. impér. d. sc. de St. Pétersbourg 1884.

276. *Scarpa,* Anatomicae disquisitiones de auditu et olfactu. Mediol. 1795. §. XVI. p. 78.

277. *Scharff, R.,* On the Skin and Nervous System of Priapulus and Halicryptus. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 25. 1885.

278. *Schelver,* Versuch einer Naturgeschichte der Sinneswerkzeuge bei den Insekten und Würmern. Göttingen 1798.

279. *Schiemenz,* Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Bienen nebst einem Anhang über das Riechorgan. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXVIII. 1883.

280. *Schimkewitsch,* Sur un organ des sens des Araignées. Zoolog. Anz. VIII. Jahrgang Nro. 201. 1885.

281. *Schulze, F. E.,* Über die Nervenendigungen in den sog. Schleimkanälen der Fische etc. Arch. Anat. Phys. Jahrg. 1861.

282. — Über die becherförmigen Organe der Fische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 12.

283. — Über die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. M. Schulze's Archiv f. mikr. Anatomie Bd. 6. 1870.

284. *Sède de Liéoux, P. de,* Recherches sur la ligne latérale des Poissons osseux. Thèses, Paris 1884. p. 71.

285. *Semper, C.,* Beiträge zur Anatomie u. Histiologie der Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1856. Bd. 12.

286. *Sergi, G.,* Ricerche su alcuni Organi di senso nelle antenne delle Formiche. Riv. Filos. scient. Milano 1891.

287. *Serres, Marcel de,* De l'odorat et des organes qui paraissent en être le siège chez les Orthoptères. Annales du Muséum. XVII. 1811.

288. *Sheppard, H. J.,* On Antennae. Abrtr. of Proc. a. Trans. Bedfordshire. Nat. Hist. Soc. (for the years 1877—81.) 1882. p. 120—121.

289. *Shore, L. E.,* A contribution to our knowledge of taste sensations. Journ. of. Physiol. XIII 3 u. 4. p. 19.

290. *Simroth, H.,* Entwicklung d. Sinnesorgane im Tierreiche in: Zeitschr. f. d. gesamt. Naturw. 51. Bd. (3 F. 3. Bd.) 1878 p. 388—391.

291. — Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. Z. f. Wiss. Zool. Bd. 42. 1885.

292. — Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichtiere. ibid. Bd. 26. 1876.

293. — Anatomie von Parmacella Olivieri. Jahrb. D. Mal. Ges. 10. Jahrg. 1885.

294. — Über das Geruchsorgan der Parmacella Olivieri. Zool. Anz. V. p. 472.

295. *Slater, J. W.,* The Seat of the Sense of Smell in Insects. in: Entomologist. Vol. 11. 1878. p. 233.

296. — Über die Funktion der Antennen bei den Insekten. Froriep's Notizen. III. Nro. 155. 1848.

297. *Slósarski, A.,* Zmysl powonienia u owadów. in: Zdrowie. T. II. 1879. p. 8—11. Der Geruchssinn bei d. Insekten.

298. *Sochaczewer, D.,* Das Riechorgan der Landpulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 36. 1881.

299. *Soulier,* Quelques considérations sur les fonctions des antennes des insectes. in: Congrès scientif. de France. Sess. XIV, tenue à Marseille. 1846.

300. *Spangenberg, Fr.,* Zur Kenntnis von Branchipus sta-

gnalis. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 25. Suppl.
301. *Spengel, J. W.*, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35.
302. *Stahl*, Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeitung. 1884.
303. *Stannius, H.*, Das peripherische Nervensystem der Fische. Rostock 1849.
304. *Steiner, J.*, Die Funktionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese. Zweite Abteilung: Die Fische. 1888.
305. *Thiele, J.*, Über Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 49.
306. — Ein neues Sinnesorgan bei Lamellibranchiern. Zool. Anzeig. Jahrg. 10.
307. *Todaro, F.*, Sopra gli organi del gusto degli Eteropodi. Communicazione preliminare. Transunti Accad. Lincei (3). Vol. 3. 1879.
308. — Gli organi del gusto etc. dei Selaci. Ricerche fatte nel Labor. di Anatomia etc. di Roma. Roma. 1873.
309. *Tourtual*, Die Sinne des Menschen. 1827. (Erster Versuch mit riechenden Flüssigkeiten.)
310. *Treviranus*, Vermischte Schriften anatomischen und physiologischen Inhalts. II. Bremen 1817. p. 150.
311. *Trouvelot, L.*, The use of the antennae in Insects. Americ. Naturalist. Vol. 11. 1877. p. 193. 196. Referat in „Naturforscher" 10. Jahrg. 1877. p. 268.
312. *Varigny*, Notes sur l'action de l'eau douce, de la chaleur, et de quelques poisons sur le Beroë ovatus. Compt. rend. de la. Soc. Biol. Paris t. 3. 1886.
313. *Velten, C.*, De sensu olfactus gasteropodum. Dissertat. Bonn. 1865.
314. *Vejdowsky, F.*, System und Morphologie der Oligochäten. Prag. 1884. (p. 18.).
315. — Vorläufige Mitteilungen über fortgesetzte Oligochätenstudien. Zool. Anz. Jahrgang 1879. p. 184.
316. — Vorläufiger Bericht über die Turbellarien der Brunnen von Prag. etc. Sitz. Ber. Böhm. Ges. Wiss. Prag. 1879. p. 501.
317. *Viallanes, H.*, Note sur les terminaisons nerveuses sensitives des Insectes. Bull. Soc. Philomath. Paris 1882. 7. Sér. t. 6. p. 94. 98.
318. *Vogt, C. et Yung, E.*, Traité d'Anat. comp. p. 781. (Riechorgan der Schnecken.)
319. *Vosseler, J.*, Die freilebenden Copepoden Württembergs und angrenzender Gegenden. Dissert. Tübingen 1886.
320. *Wassmann, E.*, Zur Bedeutung der Palpen bei den Insekten. Biol. Centralblatt IX. Nro. 10. 1890.
321. — Zur Bedeutung der Fühler bei Myrmedonia. ibid. XI. Nro. 1. 1891.
322. *Weber*, Über das Geschmacksorgan der Karpfen. Meckel's Archiv f. Anatomie 1827. p. 309.
323. *Weber, E. H.*, Über den Einfluss der Erwärmung und Erkältung der Nerven auf ihr Leitungsvermögen. Arch. Phys. Dub.-Reymond. 1847.
324. *Weinland, E.*, Über die Schwinger (Halteren) der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 51. 1890.
325. *Weismann*, Über Leptodora hyalina. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVII. 1874.
326. *Whitman, C.*, External Morphology of the Leech. Proc. Amer. Acad. Boston. Vol. 20. 1884. p. 76—87.
327. — The Leeches of Japan, Part. I. Q. Jour. Micr. Sc. (2) Vol. 26. 1886. p. 392—410.
328. — The segmental sens-organs of the Leech. Americ. Naturalist. Vol. 18.
329. *Will*, Das Geschmacksorgan der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLII. 1885.
330. *Winther, H.*, Udvendige Smagspapille hos Gobius niger. Nat. Tidsskrift. 9. Bd. 1874.
331. *Witlaczil, G.*, Die Anatomie der Psylliden (Hemiptera.) Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 42. (Antennengruben mit einer Haut überspannt, daher wohl kaum Riechorgane.)
332. *Wolff*, Das Riechorgan der Biene. Nova acta der kaiserl. Leop. Carol. Akad. Bd. XXXVIII, 1875.
333. *Wonfor, T. W.*, The Antennae of Insects. in: Science. Gossip. 1874. (1875) p. 29—31.
334. *Zincone, A.*, Osservazioni anatomiche su di alcune appendici tattili dei pesci. Rend. Accad. Napoli. Vol. 15. 1878.
335. *Zuckerkandl, E.*, Über das Riechcentrum. Stuttgart 1887.

Erklärung der Tafeln.

Die Vergrösserungsangaben sind annähernde.

Fig. 1. Ein Fühlerglied von *Dytiscus marginalis,* frisch in 0,6% Na Cllösung untersucht. Vergr. 60. a) Die um das distale Ende in der Zahl von etwa 5 herumstehenden grossen Grubenkegel. b) Die kelchförmigen Organe. c) Haupttrachea.

Fig. 2. Unterkiefer mit innerem und äusserem Kiefertaster von *Acilius sulcatus* ♀. In Canadabalsam aufgehellt. Vergr. 60. a) Die Gruppen von Tastzäpfchen, b) die Reihe langer dünner Haare, c) kleine, d) grosse Grubenkegel (vergl. Fig. 15), e) Spitze des inneren Kiefertasters mit den Kegeln (vergl. Fig. 6), f) der eigentliche Kiefer.

Fig. 3. Unterlippentaster von *Acilius sulcatus* ♀, in Canadabalsam. Vergr. 60. a—e wie in voriger Figur. e,) Der grosse Grubenkegel von Fig. 10, der durch einen Zapfen von der Form der Figur 11 ausnahmsweise vertreten sein kann, f) die Gruppe von „Gruben ohne Kegel."

Fig. 4. Tasterspitze von *Acilius sulcatus* (Lippentaster) mit den 2 Feldern a und b von Tastzäpfchen (vergl. Fig. 8) Canadabalsam; Vergr. 200, c) die Reihe der langen Haare.

Fig. 5. Spitze des Unterkiefers und inneren Kiefertasters („sensiblen Kiefers") der Larve von *Perla bicaudata.* Verg. 300. a) stumpfe Kegel (Wechselsinnesorgane des Geschmacks- und Tastsinnes.) b) Tasthaare, c) Gruben ohne Kegel.

Fig. 6. Spitze des inneren Kiefertasters (sensiblen Kiefers) von *Dytiscus marginalis.* Vergr. 700. Die Figur stellt einen optischen Schnitt vor.
a) spitzige, hohle Grubenkegel (Geschmacksorgane).
b) stumpfer, massiver Grubenkegel (Tastorgan).
c) Drüsenausführungsgänge.

Fig. 7. Grubenkegel vom Lippentaster von *Acilius sulcatus* ♀ (bei e in Fig. 3). Vergr. 750. a) Drüsenausführungsgänge.

Fig. 8. Einzelnes Tastzäpfchen von der Spitze des Lippentasters von *Dytiscus* (vergl. Fig. 4). Vergr 1000.

Fig. 9. Übergangsstelle zwischen erstem und zweitem Fühlergliede von *Acilius sulcatus,* aufgehellt. Vergr. 70. a, b die beiden Gruppen von Stiften, c) die Gruppe von blinden Gruben im Chitin.

Fig. 10, Fig. 11. Zwei Formen von Sinnesorganen, die bei einem und demselben Exemplar von *Acilius* die in Fig. 3 mit e,) bezeichnete Stelle auf je einem Lippentaster einnahmen. Fig. 10 ist die hier regulär vorkommende, Fig. 11 die Ausnahmsform. Vergr. 750.

Fig. 12. Die eine Hälfte des (inneren) Geschmacksorgans von *Dytiscus marginalis* mit Gaumenplatte und Gaumenzapfen (a). Verg. 40. b) Geschmacksgrubenkegel, c) Grubenhaare.

Fig. 13. Gaumenzapfen mit Schmeck- und Tastorganen von der Oberlippe von *Acilius sulcatus.* Vergr. 175.

Fig. 14. Ein Geschmacksorgan (Grubenkegel) von der Spitze des Gaumenzapfens von *Dytiscus.* Vergr. 350. a) Drüsenausführungsgang.

Fig. 15. Ein Tastorgan (massiver Grubenkegel) von der Seite des Gaumenzapfens von *Dytiscus.* Vergr. 500. a) Drüsenausführungsgang.

Fig. 16. Dasselbe von der Fläche aus gesehen. aa Die Mündung von 4 Drüsenausführungsgängen in der Grube.

Fig. 17. Ein Geschmacksgrubenkegel von der Gaumenplatte (Schmeckplatte Fig. 12) von *Dytiscus.* Vergr. 800.

Fig. 18. Übersichtsbild über die Mundteile der Larve von *Dytiscus,* zur Übersicht der Verteilung der „Gruben ohne Kegel" (vergl. Fig. 22, 23, 24.) Vergr. 12.
a) Fühler, b) Kiefertaster, c) Lippentaster, d) vorderer Kopfrand mit den ruderförmigen Haaren, e) Unterlippe, f) Kieferzangen, g) seitlicher Dorn des Kiefertasters, * Gruben ohne Kegel.

Fig. 19. Spitze des Kiefertasters von der *Dytiscus*larve. Vergr. 300.

Fig. 20. Spitze des Lippentasters der *Dytiscus*larve. Vergr. 300.

Fig. 21. Dorn vom Kiefertaster der *Dytiscus*larve mit Kegeln und einer Grube. Vergr. 100.

Fig. 22, 23, 24. Die 3 Hauptformen der rätselhaften „Gruben ohne Kegel", wie sie bei der Dytiscuslarve vorkommen. Vergr. 300.

Fig. 22. Vom Ende des Basalgliedes der Antenne, (der Boden der Grube kuppelförmig gewölbt).

Fig. 23. Von der Basis desselben Antennengliedes (Boden der Grube schwach gewölbt.)

Fig. 24. Vom Basalgliede des Kiefertasters (Boden der Grube flach).

Fig. 25. Geruchskegel und zwei Fühlhaare von einem Längsschnitt des Fühlerkolbens der Blattwespe *Cimbex (Abia) sericea.* Vergr. 750.

Fig. 26. Geruchskegel von einem Fühlerlängsschnitt der Holzwespe *Sirex gigas* (vergl. Fig. 102.) Vergr. 750.

Fig. 27. Die Gruppe der Champagnerpfropfen (a) und Forel'schen Flaschen (b) von der Mitte eines Fühlergliedes von *Eucera longicornis,* halbschematisch. Vergr. 200. c Porenplatten (vergl. Fig. 112).

Fig. 28. Endglied des Fühlers der Gallwespe *Ibalia cultellator* mit den Porenplatten. Vergr. 120.

Fig. 29 und 30. Die Fühlerspitzen zweier *Braconiden* ♀ mit Porenplatten und Fühlhaaren. Der Endzapfen in Fig. 30 ist wohl kein Sinnesorgan, sondern nur ein besonders stark ausgebildetes zugespitztes Gliedende, wie es in geringerem Masse auch in Fig. 29 vorhanden ist. Vergr. 200.

Fig. 31. Fühlerspitze der Larve von *Silpha* mit einem blassen Kegel (a), zwei blassen Zapfen (b) und Fühlhaaren (c). Vergr. 200. (Typisch für Gestaltung der Larvensinnesorgane.)

Fig. 32. Fühlerspitze einer Raupe *(Mamestra pisi)* mit der langen Borste (a) (abgebrochen gezeichnet), dem Aufsatze (b) und den grossen (c) und kleinen (d) Geruchskegeln. Vergr. 160.

Fig. 33. Fühlerspitze von *Lampyris splendidula* ♀ mit den blassen Zapfen (a) und Kegeln (b) und Fühlhaaren. Verg. 250.

Fig. 34. Geruchsorgan (Grubenkegel) von *Gonopteryx rhamni* ♂ von einem Fühlerquerschnitt. Vergr. 500.

Fig. 35. Geruchsgrubenkegel von einem Fühlerquerschnitt von *Sphinx euphorbiae.* Vergr. 600.

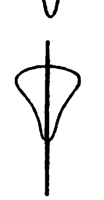
Fig. 36. Geruchsgrubenkegel (gegen die Fühlerspitze geneigt) von einem Fühlerlängsschnitt einer ägyptischen Sphingide. Vergr. 600.

Fig. 37. Querschnitt durch ein Fühlerglied von *Sphinx euphorbiae.* Vergr. 80. Carminfärbung, a Geruchsgrubenkegel (Fig. 35), dazwischen Schutz- und Fühlhaare, b lange Fühlborsten, c Schuppen, d Trachea, ee die zwei Nervenstämme, e''' der Nervenzweig für das vom Schnitt getroffene Fühlerglied, in die Ganglion ausstrahlend, e'' Nervenzweig für's nächste, e' für's übernächste distale Glied, f knospenartige Bildungen im Epithel der schuppentragenden Seite des Fühlers.

Fig. 38 und 39. Längsschnitte durch ein Fühlerglied einer Sphingide. Vergr. 90 bezw. 70. Die Schnittrichtung verhält sich zu der des Querschnitts (Fig. 37) wie folgende Figuren zeigen:

Schnittrichtung bei Fig. 38

„ „ Fig. 39.



a Geruchskegel, dazwischen Schutzhaare und Fühlhaare, b lange Fühlborsten, c Endzapfen (Geruchsorgane), d Schuppen, e Nerv, e' Nervenzweig für das im Schnitt getroffene Fühlerglied, f Trachea.

Fig. 40. Schmeck- oder Tastzäpfchen von der Rüsselspitze von *Vanessa urticae.* Mit Alkohol erhärtet, in venetianischem Terpentin aufgehellt und eingeschlossen. Vergr. 1000.

Fig. 41. Ebensolches Zäpfchen mit Müller'scher Flüssigkeit behandelt. Vergr. 700.

Fig. 42. Endkegelchen des gleichen Zapfens. Vergr. 2500.

Fig. 43. Umwalltes Haar (Kegel) vom Rüssel von *Zygaena.* Vergr. 1000.

Fig. 44. Rüsselspitze von *Sphinx euphorbiae* mit dem in einer Grube stehenden Schmeckzäpfchen, und zwei umwallten Haaren. Mit Bergamottöl durchsichtig gemacht und in Canadabalsam eingeschlossen. Vergr. 250.

Fig. 45—58. Verschiedene Formen der Schmeck- und Tastzäpfchen von Schmetterlingsrüsseln. Vergr. 450.

Die Zahl, welche im folgenden nach dem Namen steht, gibt die ungefähre Zahl der Zapfen auf jeder Rüsselhälfte an.

Fig. 45. *Argynnis Paphia* (15), Fig. 46. *Vanessa polychloros* (100).

Fig. 47. *Vanessa urticae* (60), Fig. 48. *Melanagria Galathea* (20).

Fig. 49. *Gonopteryx rhamni* (8 an der Spitze, weitere über den Rüssel zerstreut.) Fig. 50. *Pieris napi* (15—20.)

Fig. 51. *Sphinx euphorbiae* (über den Rüssel zerstreut).

Fig. 52. *Plusia gamma* (15—20). Fig. 53. *Agrotis pronuba* (110—120).)

Fig. 54. *Biston betularius* (60). Fig. 55. *Zygaena filipendulae* (über den Rüssel verstreut). Fig. 56. *Smerinthus ocellatus* (in geringer Zahl auf dem rudimentären Rüssel).

Fig. 57. *Arctia caja* (20—25). Fig 58. *Pygaera bucephala* (16).

Fig. 59. Fühler eines *Physopoden (Heliothrips?).* Vergr. 200. aa Riechzapfen.

Fig. 60. Ende einer Fühlerfieder eines Spinners (*Orgyia gonostigma* ♂) mit den Sinnesorganen: a Endzapfen (Riechorgan?), b Geruchsgrubenkegel, c Fühlhaar, d haarartige Schuppen. Vergr. 30.

Fig. 61. Ein Kegel vom Vorderrande der Unterlippe der Larve von *Perla,* ein Sinnesorgan vortäuschend, in Wirklichkeit nur eine Chitinerhebung. Vergr. 300.

Fig. 62 und 63. Entsprechende Fühlerglieder der Larve bez. der Imago von *Perla bicaudata.* Vergr. 300. a platte, ruderförmige Haare, b kleine Grubenkegel, c Büschel von Haaren (einen Grubenkegel umschliessend?)

Fig. 64. Distaler Rand eines Fühlergliedes nahe der Basis des Fühler von der *Perla*-Larve. Vergr. 150. a platte Haare, b gewöhnliche Fühlhaare. c wie in Fig. 62.

Fig. 65. Sinnesorgan (Geruchs- und Geschmacksorgan) vom Unterkiefer der Raupe *Antherea Pernyi* (Atlasspinner). Vergr. 500.

Fig. 66. Zwei Riechorgane und drei Fühlhaare vom Fühler von *Culex pipiens* ♂ Vergr. 1000.

Fig. 67. Spitze der Stachelscheide von *Notonecta* (jung). Vergr. 100. Die Seitenteile etwas von einander gedrängt, sodass der Zapfen b und der Stachel a sichtbar wird. Bei c sitzen die Geschmacksgrubenkegel Fig. 68.

Fig. 68. Geschmacks- und Tastkegel von der Stachelscheide (Fig. 67) von *Notonecta.* Vergr. 500.

Fig. 69. Gruppe von Sinnesorganen von der Stachelscheide einer Baumwanze. a Tastzäpfchen, b Fühl- oder Tasthaare, c Geschmackskegel. Vergr. 400.

Fig. 70. Grubenkegel vom Fühler von *Forficula auricularis,* im optischen Schnitt, seitliche Öffnung der Grube nicht sichtbar. Vergr. 850.

Fig. 71—87. Geschmacksorgane am Gaumen der Insekten. Die Geschmacksgrubenkegel, meist wie in Fig. 17 aussehend, sind in den folgenden Figuren (auch 88, 89) durch schwarze Punkte markiert und dadurch mehr hervorgehoben, als es in Wirklichkeit der Fall ist. Die Vergrösserung ist bei Fig. 71 eine 25fache, sonst etwa 15fach.

Fig. 71. *Acilius sulcatus* (vergl. Fig. 12).

Fig. 72. *Carabus auratus.* Fig. 73. *Staphylinus caesareus.*

Fig. 74. *Creophilus maxillosus.* Fig. 75. *Cicindela hybrida.*

Fig. 76. *Lamia textor.* Fig. 77. *Silpha atrata.*

Fig. 78. *Strangalia quadrifasciata.* Fig. 79. *Geotrupes silvaticus.*

Fig. 80. *Cetonia aurata.* Fig. 81. *Melolontha vulgaris.*

Fig. 82. *Aeschna cyanea.* Fig. 83. Deren Larve (3 cm lang).

Fig. 84. *Ascalaphus italicus.* Fig. 85. *Locusta viridissima.*

Fig. 86. *Acridium caerulescens.* Fig. 87. *Naucoris cimicoides.*

Fig. 88. Zunge (mit Nebenzungen) von *Vespa vulgaris.* Vergr. 30, mit den Geschmacks- (oder Tast-?) Haaren aa, und den Geschmackskegeln b.

Fig. 89. Zunge von *Aeschna,* von oben gesehen. Vergr. 18. a und b Gruppen von Geschmackskegeln.

Fig. 90. Spitze der langen Antenne eines jungen, der Bruttasche der Mutter entnommenen *Oniscus murarius* mit dem pinselförmigen Sinnesorgan. Kernfärbung mit Hämatoxylin. Vergr. 250.

Fig. 91. Spitze einer Antenne eines *Talitrus* (Sandhüpfer) mit dem pinselförmigen Sinnesorgane, Alauncarmin. Vergr. 250.

Fig. 92. Spitze der kurzen (inneren) Antenne von *Asellus aquaticus* mit dem Schmeckzapfen (a), den Tastborsten (b) und dem Pinselhaare (c). Vergr. 500.

Fig. 93 und 94. Fühlerspitzen von *Asellus aquaticus* und *cavaticus* (beide gleich gross) zur Vergleichung der Grösse der Leydig'schen blassen Kolben (a). Vergr. 130.

Fig. 95. Ein Fühlerglied von *Caprella*. Vergr. 150.

Fig. 96 und 97. Fühlerglieder von *Gammarus* und *Niphargus* (beide gleich gross) zur Vergleichung der Grösse der Leydig'schen blassen Kolben (a). Vergr. 250.

Fig. 98. Fühlerquerschnitt von *Dytiscus marginalis* mit Hämatoxylin diffus gefärbt. Vergr. 250. a Trachea, b Nerv, b' Nervenzweig für das nächste Fühlerglied, c Ganglien, d Blutgefäss, e kelchförmige Organe.

Fig. 99. Fühlerquerschnitt von *Vespa vulgaris* ♂ mit Hämatoxylin diffus gefärbt. Vergr. 150. a Trachea, b Nerv, c Ganglion, d Geruchskegel, e Porenplatten, f Champagnerpfropfenorgan (Grubenkegel).

Fig. 100. Längsschnitt eines Fühlergliedes von *Vespa vulgaris* ♂ etwas schwächer vergrössert als Fig. 99. Die Bezeichnungen sind dieselben.

Fig. 101. Querschnitt durch ein Fühlerglied von *Eucera longicornis*, Kernfärbung mit Hämatoxylin. Vergr. 150.
a Trachea, b Nerv, c Ganglion, d Blutgefäss, e Porenplatten (vergl. Fig. 112), f Champagnerpfropfen, g Forel'sche Flaschen.

Fig. 102. Querschnitt durch ein Fühlerglied von *Sirex gigas* ♀, diffuse Hämatoxylinfärbung. Vergr. 150. a Trachea, b Nerv, c Ganglion, d Blutgefäss, e spitzige Kegel in flacher Grube, f stumpfe Grubenkegel (Geruchskegel, vergl. Fig. 109 a und b).

Fig. 103. Querschnitt durch ein Fühlerglied einer kleinen Hummel (*Bombus* ♂) Hämatoxylinfärbung. Vergr. 150. a Trachea, b Nerv, c Ganglion, d Blutgefäss, e Porenplatten.

Fig. 104. Querschnitt durch ein Fühlerglied einer Schlupfwespe (*Cryptus*). Bezeichnungen a—e wie bei Fig. 103, f gekrümmte Geruchskegel (vergl. Fig. 114, 115). Vergr. 150.

Fig. 105. Querschnitt durch den Fühlerkolben von *Gonopteryx rhamni* ♂, Hämatoxylinfärbung. Vergr. 150. a Geruchsgrubenkegel, b Schuppen (meist ausgefallen).

Fig. 106. Halbschematische Darstellung der Antennalsinnesorgane vom Maikäfer ♂, Hämatoxylinfärbung. Vergr. 300. a kuppelförmiges, b schüsselförmiges Organ, e kleine Kuppel, f, g Übergänge zwischen e und b, c Grubenhaar, d Grubenkegel.

Fig. 107. Geruchskegel (a) und Fühlhaar (b) vom Fühlerlängsschnitt von *Meloë violacea*, Hämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 108. 3 kelchförmige Organe zum Fühlerquerschnitt von *Dytiscus marginalis*, Hämatoxylin. Vergr. 1000; bei a ist der hyaline Kelchinhalt ausgefallen.

Fig. 109. Stumpfer (a) und spitziger (b) Grubenkegel vom Fühlerquerschnitt von *Sirex gigas*. Vergr. 700, (vergl. den Längsschnitt Fig. 26 und das Übersichtsbild Fig. 102).

Fig. 110. 3 Sinnesorgane auf einem Fühlerquerschnitt von *Vespa vulgaris* ♂, Hämatoxylin. Vergr. 800, a Champagnerpfropfen (Grubenkegel), b Kegel, c Porenplatte, d Schutzhaare.

Fig. 111. Dasselbe von *Polistes gallica* ♀. a Porenplatte, b Kegel, c blasser Zapfen (selten!), d Fühlhaare, e Schutzhaare.

Fig 112. Porenplatte von einem Fühlerquerschnitt von *Eucera longicornis* (vergl. das Übersichtsbild, Fig. 101); reine Kernfärbung mit Hämatoxylin. Vergr. circa 1000.

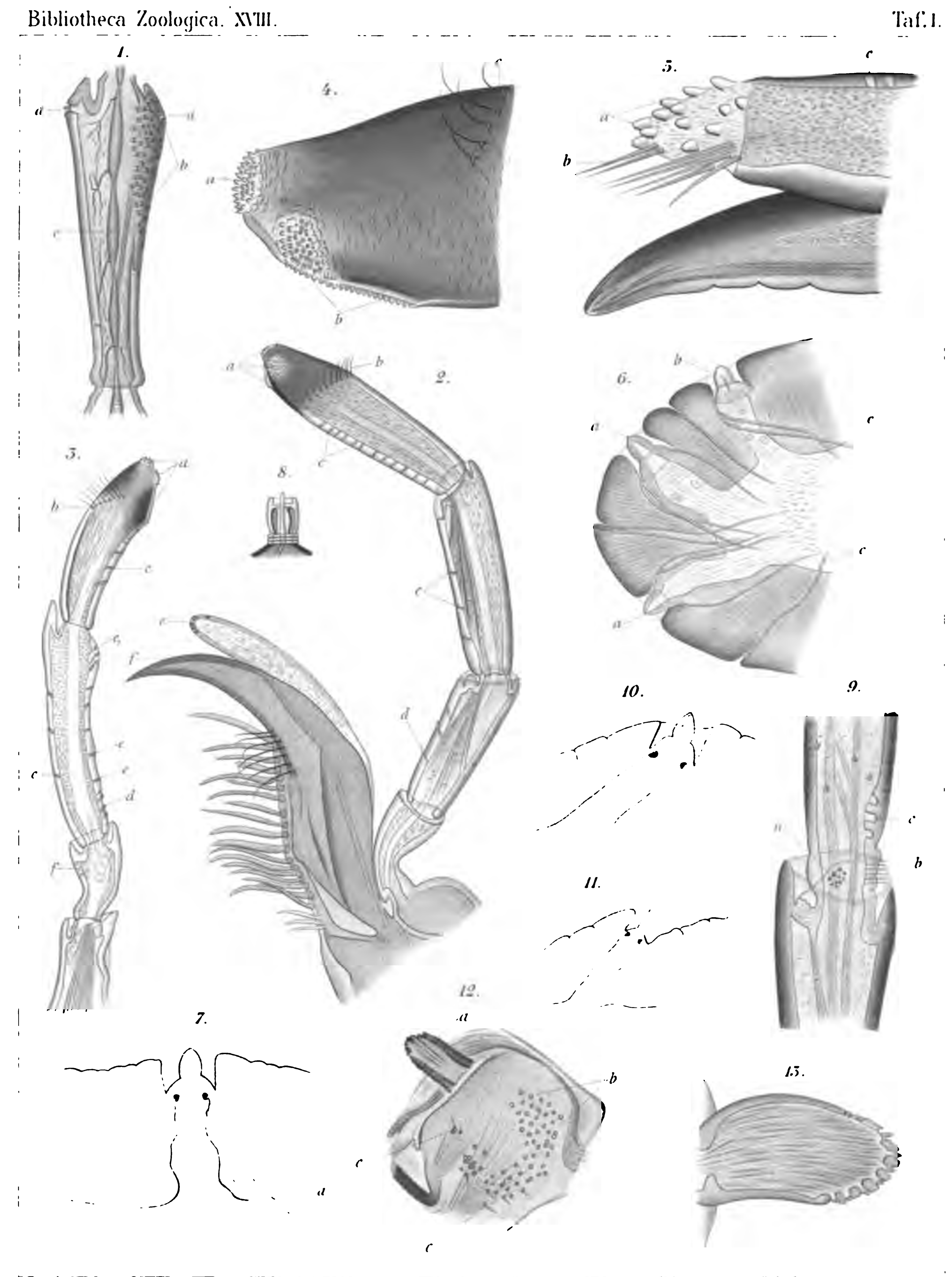
Fig. 113. Porenplatte von *Bombus*, mit zwei Fühlhaaren. Vergr. 1000.

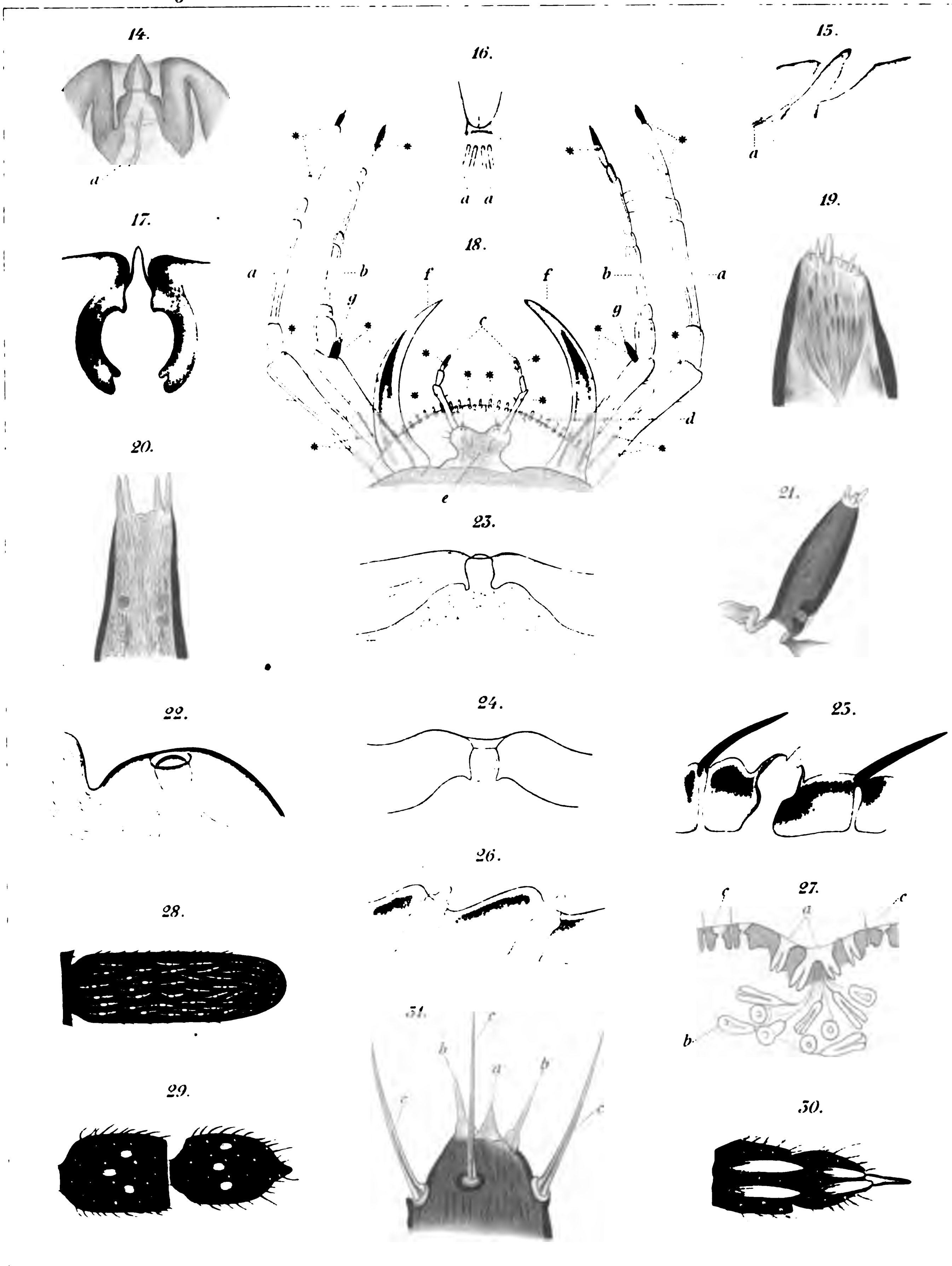
Fig. 114. Geruchskegel von *Cryptus*, vom Fühlerquerschnitt; diffuse Hämatoxylinfärbung, Verg. 1000; daneben Schutzhaare.

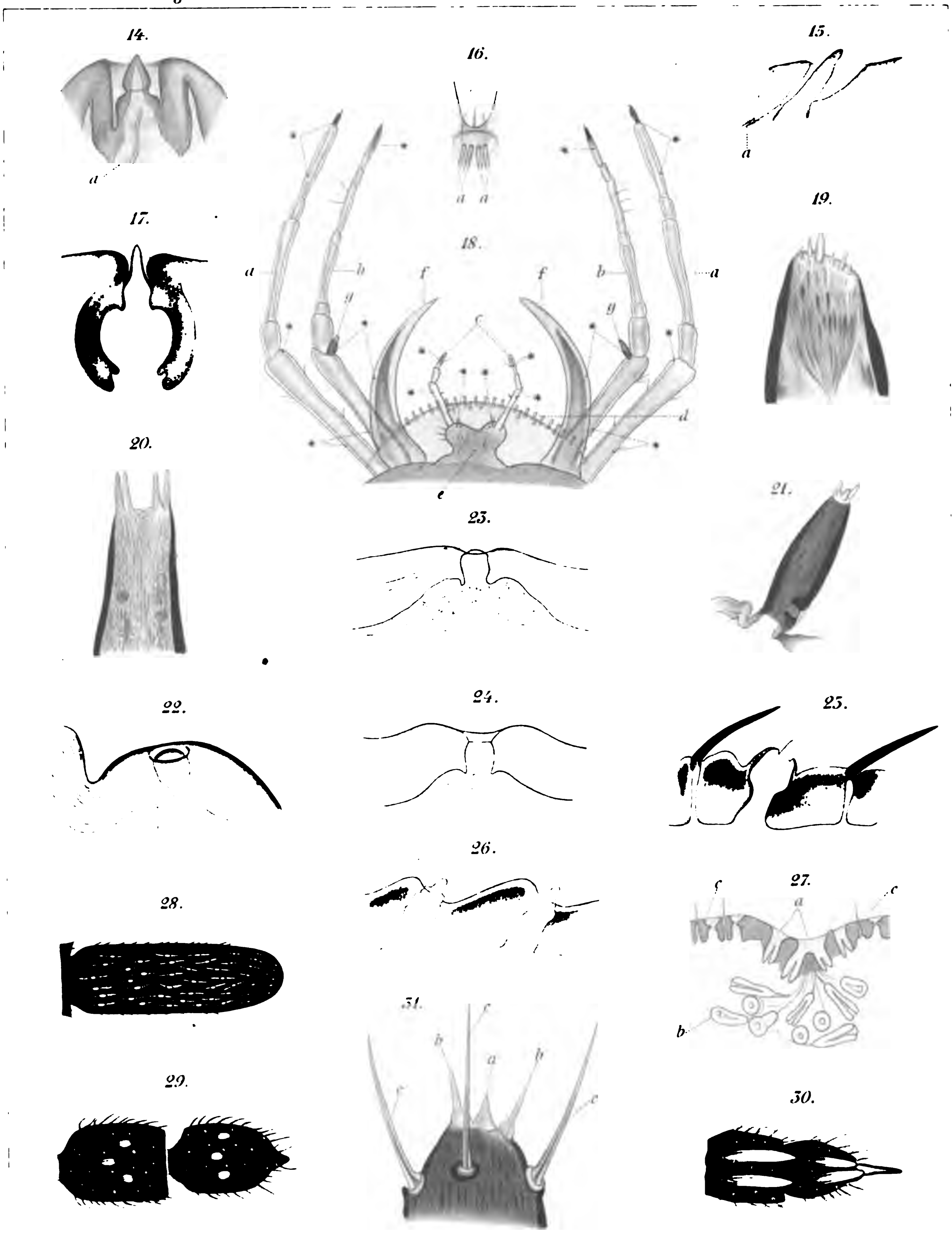
Fig. 115. Dasselbe vom Fühlerlängsschnitt.

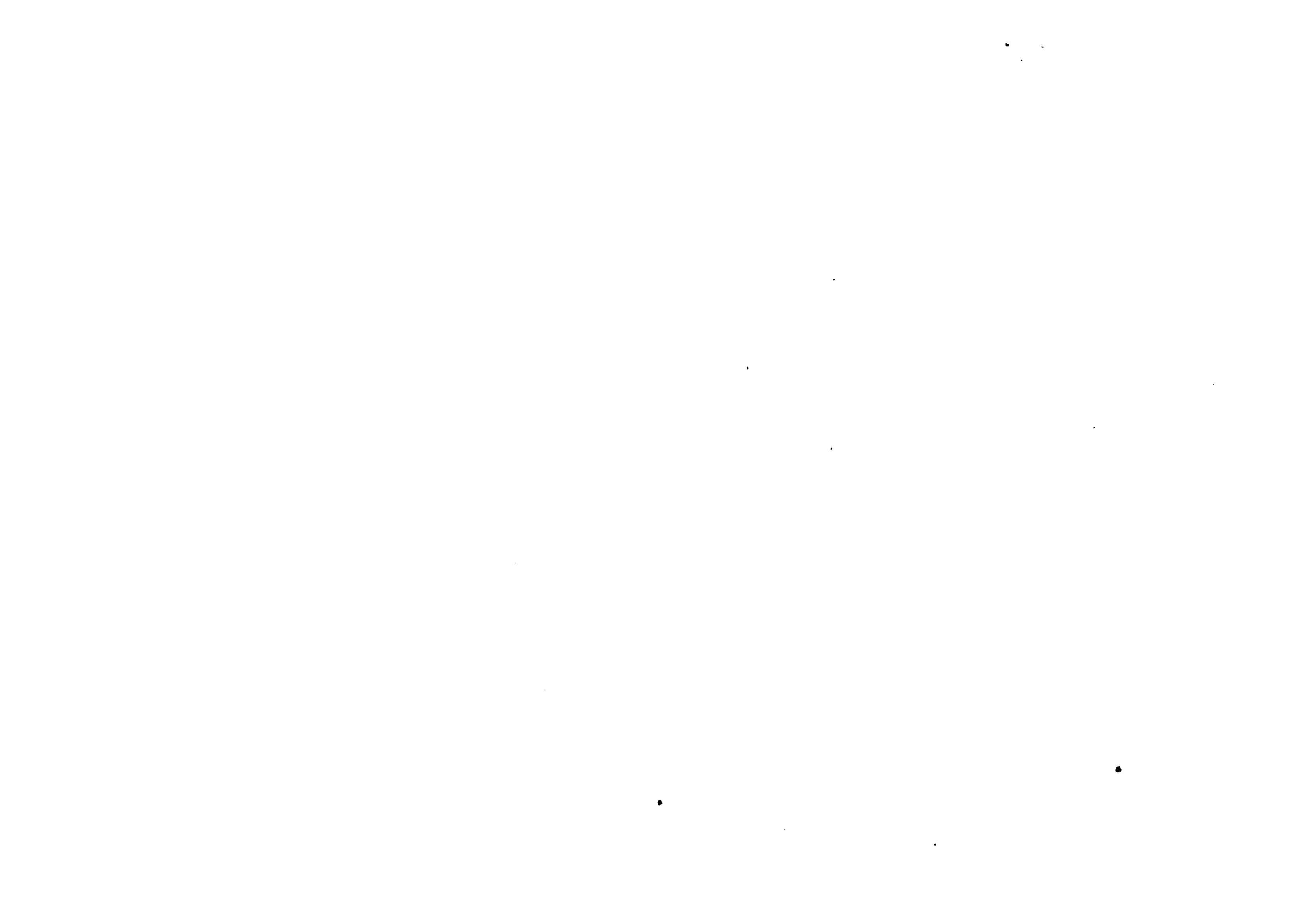
Fig. 116. Zwei Porenplatten vom Fühlerquerschnitt von *Cryptus*, Hämatoxylin. Vergr. 1000. Bei a ist der Porenkanal getroffen, bei b nicht; die Porenplatte b ist nahe ihrem Ende durchschnitten, a in der Mitte ihrer Länge, c Schutzhaare.

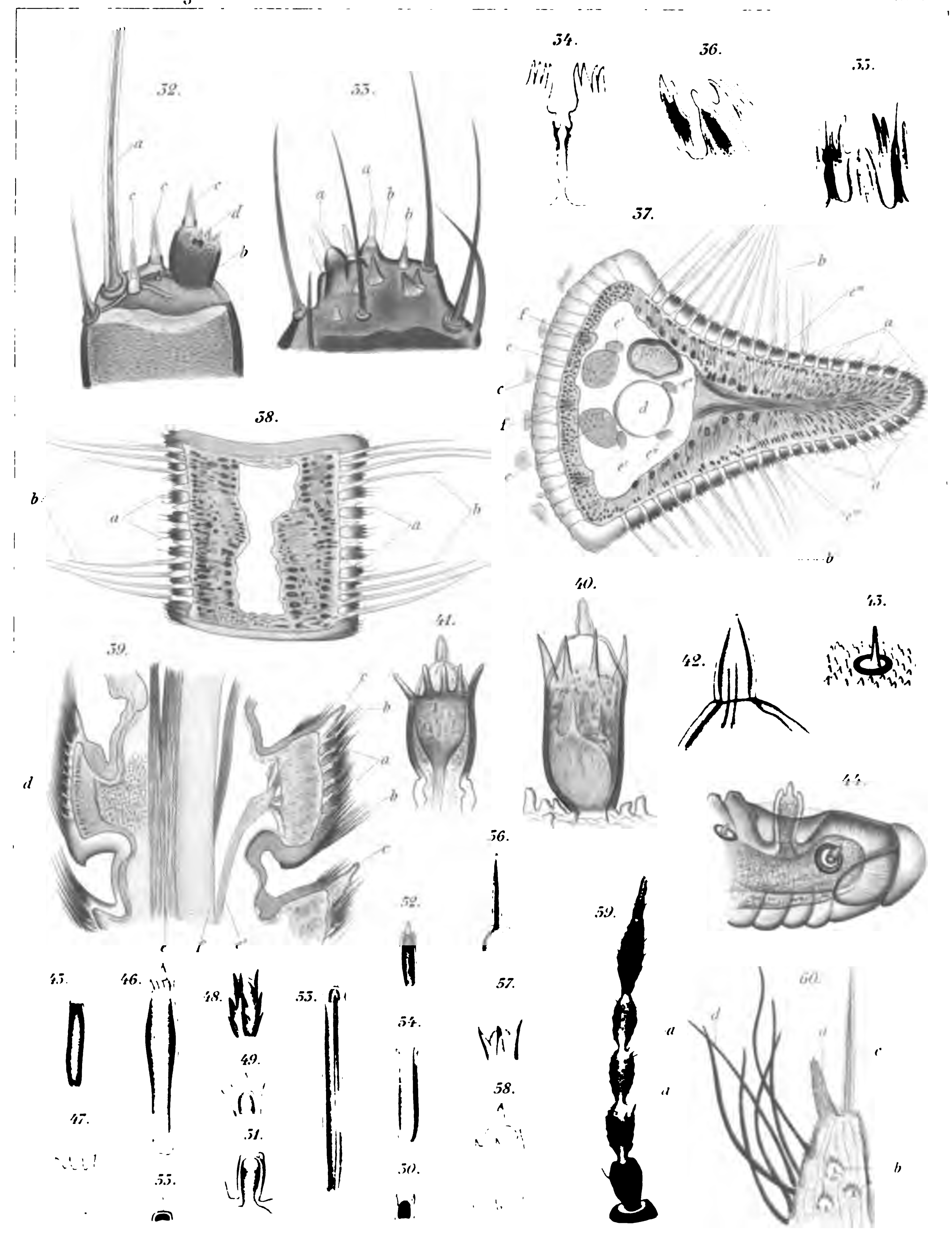
Fig. 117. Drei Geruchsgrubenkegel von Fühlerkolben von *Vanessa Jo*. diffuse Hämatoxylinfärbung. Vergr. 250. a zeigt die häufigste Form dieser Organe, b und c sind spärlicher auftretende Formen.

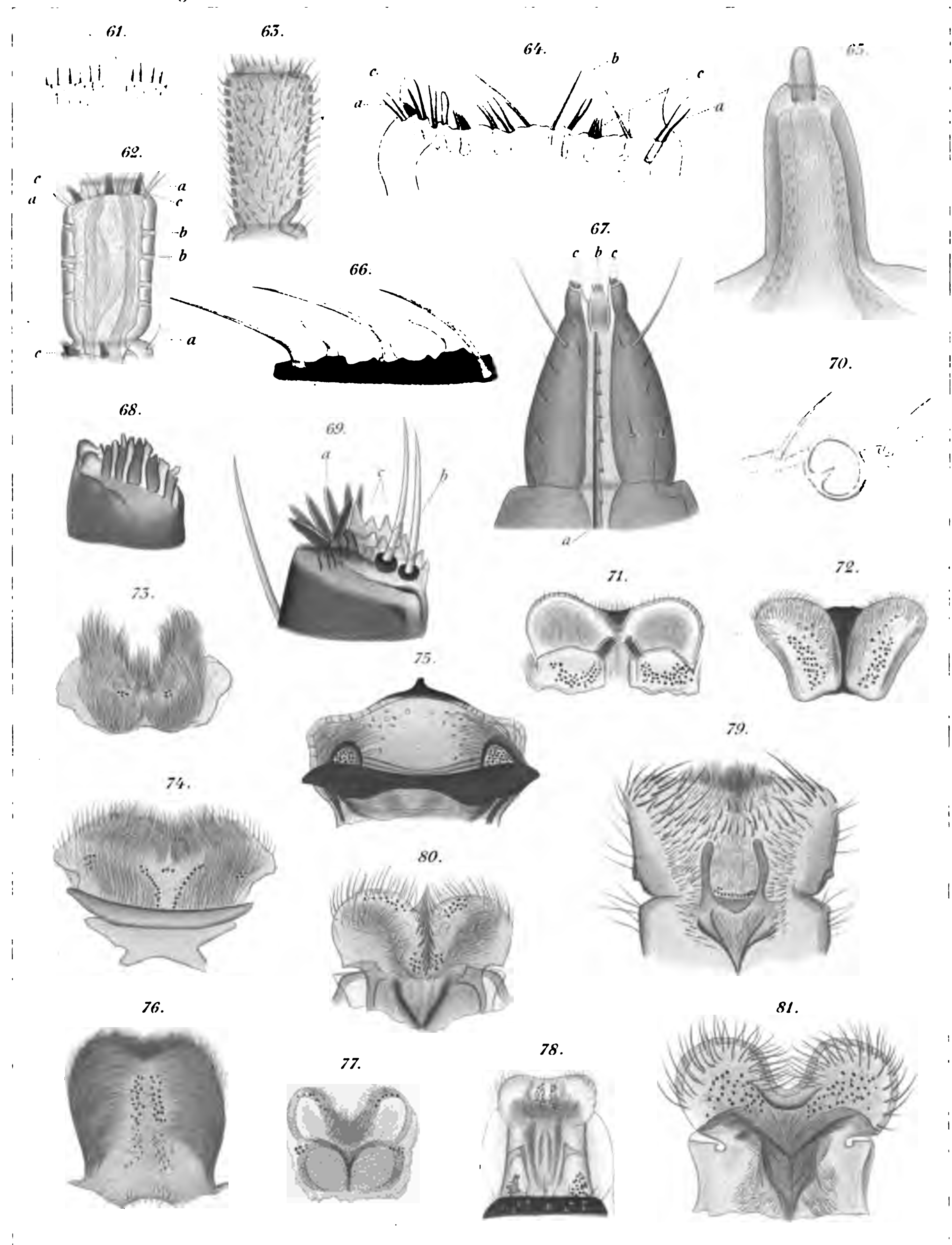

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.

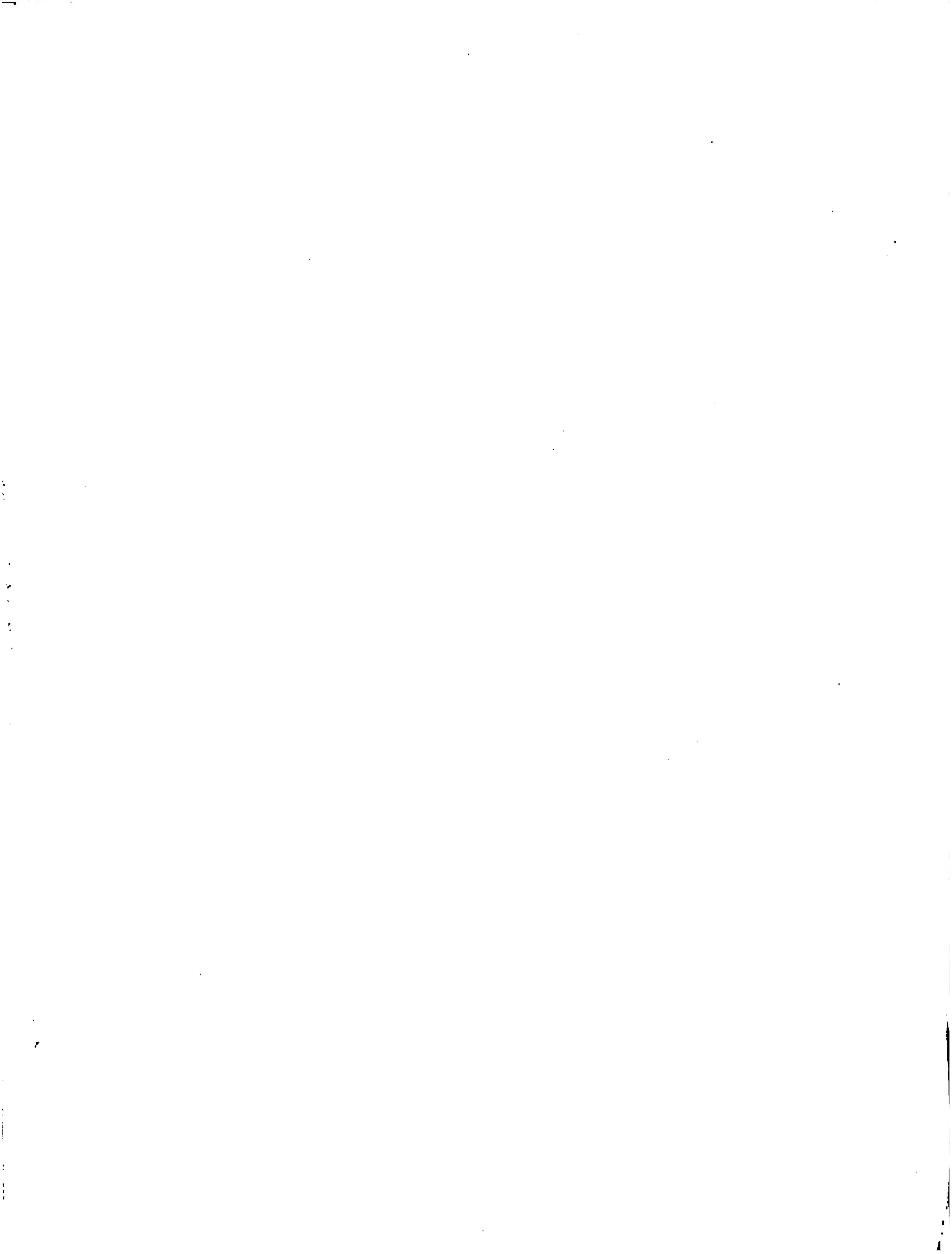

14.
a
16.
a a
15.
a
17.
18.
a
b
f
f
b
a
g
g
c
d
e
19.
20.
21.
23.
22.
24.
25.
26.
27.
c
a
c
b
28.
31.
c
b
a
b
c
c
29.
30.

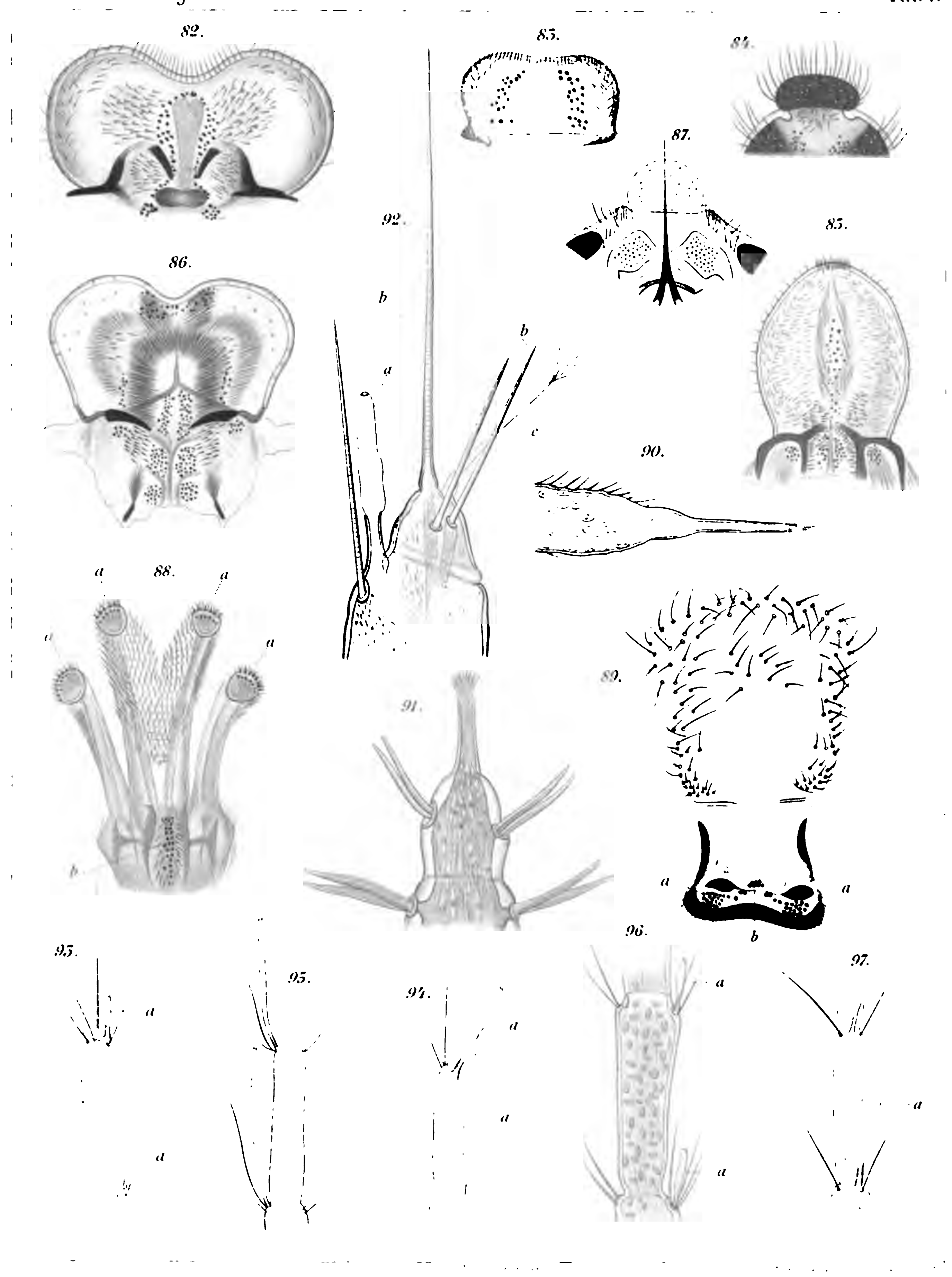

14.
a
15.
a
16.
a a
17.
18.
a
b
f
f
b
a
g
c
g
d
e
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
a
c
c
b
28.
29.
30.
31.
c
b
a
b
c






61.
62.
63.
64.
65.
66.
67.
68.
69.
70.
71.
72.
73.
74.
75.
76.
77.
78.
79.
80.
81.




82.
83.
84.
87.
92.
85.
86.
b
b
a
c
90.
88.
a
a
a
a
89.
91.
b
a
a
b
93.
95.
94.
96.
97.
a
a
a
a
a
a
a